БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 17 1932 № 1

СОДЕРЖАНИЕ

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ Стр.

Л. А. Иванови Н. Л. Коссович. О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. II. (с 3 рис.) . 3—71

Е. Кокиева. История развития женского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. („Guayule"). (с 5 табл.) . 72—99

М. С. Яковлев. О раскрывании бобов рода *Trifolium* L. (с 18 рис. и 2 табл.) 100—119

II. РЕФЕРАТЫ.

СЕКТОР НАУКИ НАРКОМПРОСА РСФСР

ЛЕНОГИЗ — ЛЕНИНГРАДСКОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО 1932

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 17 **1932** **№ 1**

SOMMAIRE

I. ARTICLES ORIGINAUX Pages

L. Iwanov und N. Kossowicz. Über die Arbeit des Assimilationsapparates der Holzgewächse. II (mit 3 Abb.) 49

E. Kokieva. The Development of the Female Gametophyte in *Parthenium argentatum G* („Guayule") (with 5 plates) 94

M. Iakowlew. Über das Aufspringen der Hülsen der Gattung *Trifolium. L.* (mit 18 Abb. und 2 Taf.) 118

II. REFERATE.

Ботанический журнал СССР

Том 17 1932 № 1

Journal botanique de l'URSS

Tome 17 1932 № 1

СЕКТОР НАУКИ НАРКОМПРОСА РСФСР

ЛЕНОГИЗ—ЛЕНИНГРАДСКОЕ МЕДИЦИНСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО 1932

ОГИЗ. ФЗУ им. КИМ'а Типография „Коминтерн". Ленинград, Красная ул., 1.

ТОМ 17 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 1 1932
TOME 17 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 1 1932

Л. А. ИВАНОВ и Н. Л. КОССОВИЧ

О работе ассимиляционного аппарата древесных пород

II

С 3 рисунками

(Получено 10.XII. 1931).

Настоящая статья является продолжением и развитием напечатанной уже в этом журнале нашей статьи „О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород: I. Сосна" (Журн. Русск. Бот. Общ. Т. 15 № 3 1930). Задавшись целью переисследовать вопрос о специфических различиях ассимиляции различных древесных пород с точки зрения их светолюбия и теневыносливости, мы остановились прежде всего на исследовании работы ассимиляционного аппарата наиболее распространенной у нас породы — сосны, на которой была выработана и самая методика исследования. В дальнейшем мы обратились к изучению других наиболее распространенных у нас хвойных древесных пород. В течение лета 1928-29 гг. были изучены ель и пихта, как породы теневыносливые, в противовес светолюбивой сосне, и лиственница, как еще более светолюбивая, а по некоторым свойствам листа приближающаяся к лиственным. Эти исследования изложены в I главе. Летом 1930 г. была проведена работа с лиственными древесными породами, описание которых составит содержание II главы настоящей статьи.

В опубликованной статье о сосне было показано, что для характеристики работы ассимиляционного аппарата в зависимости от условий освещения необходимо изучать отдельно работу световой и теневой хвои. Сравнивая ассимиляционную способность световой и теневой хвои при 3 резко различных ступенях освещения, мы нашли, что при слабом освещении „зоны отмирания" более высокой ассимиляционной способностью обладает теневая хвоя, — наоборот, на прямом солнечном свету энергичнее ассимилирует световая. В силу этого в дальнейших наших опытах по изучению ассимиляционной способности древесных пород мы брали теневую хвою или лист для определения минимального освещения, необходимого для начала превышения ассимиляции над дыханием, о способности же листа использовать максимальный свет судили по работе светового листа. Выяснив на сосне различие ассимиляционной способности теневого и светового листа на разных ступенях освещения, мы уже не останавливались специально на этом вопросе при изучении других древесных пород. Взяв одну какую-либо породу за единицу сравнения (для хвойных — сосну, для лиственных — березу), сопоставлением с ней определяли ассимиляционную способность других пород. Для этого в каждом данном опыте лист изучаемой породы испытывался одновременно с листом породы, принятой за единицу. Так как естественные условия опытов в различные дни были неодинаковы, мы считали возможным сравнивать абсолютные ассимиляционные величины лишь в пределах каждого данного опыта. Для сравнения же результатов опытов, проведенных в различные дни, мы пользовались соотношениями ассимиляционных величин. Среднее соотношение ассимиляционных величин

ряда опытов, проведенных при определенном освещении, характеризовало ассимиляционную способность исследуемой породы на данной ступени освещения.

Это обстоятельство мы подчеркиваем ввиду того, что обычно авторы, применявшие современные методы исследования, Люндегорд (Lundegårdh 1921, 1924), Стольфельт (Stålfelt 1921, 1924), Иогансон (Iohansson, 1926), строили кривые ассимиляции в зависимости от света на основании абсолютных цифр отдельных опытов. Между тем, опыты проводились ими в различные дни и часы, следовательно при различных внешних, а значит и внутренних условиях ассимиляции.

Ассимиляционную способность каждой древесной породы мы определяли при следующих 3 ступенях освещения:

1) на прямом солнечном свету (100%),
2) на рассеянном свету при сплошь облачном небе (ок. 30%),
3) на различных расстояниях от электрической лампы в 50 св.

Последний, искусственный источник освещения, был взят нами, как более постоянный для определения минимального света, при котором ассимиляция только начинает покрывать дыхание („компенсационный пункт"). Все опыты, за исключением немногих, о которых ниже упомянуто, проводились на опытном участке кабинета анатомии и физиологии растений в парке Лесотехнической академии (ЛТА). Подробное описание методики и условий постановки опытов, а также способов пересчета величин ассимиляции дано в опубликованной статье о сосне.

Глава I. Ассимиляция хвойных древесных пород

В опытах с хвойными мы пользовались обычно прошлогодней хвоей одновозрастных (15—17 л.) деревьев из питомника Контрольной семенной станции в парке ЛТА.

Самая задача наша, — изучить различия ассимиляционной способности древесных пород в зависимости от света, и следовательно, необходимость ставить одновременно ветки различных деревьев в одинаковые условия освещения, — делала неизбежной работу со срезанными побегами. Ветки срезались всегда под водой, непосредственно перед опытом и на время опыта помещались срезом в воду в маленьких пробирочках. Значение для ассимиляции срезания ветки и дачи ей воды было сначала выяснено нами на сосне[1]. В условиях благоприятного водного режима срезанные побеги сосны ассимилировали наравне с несрезанными: это наблюдалось даже на ветке сосны, срезанной в воздухе и не получавшей воду втечение опыта, если она шла в опыт тотчас же после срезания (через 3 мин.). Однако, чем больше времени проходит от момента срезания до начала опыта и чем менее благоприятны условия водного режима, тем резче сказывается на ассимиляции благоприятное влияние воды.

Срок, необходимый для создания оптимальных условий влажности, был выяснен на сосне, в ряде опытов при искусственном освещении. Опыты ставились в зимней лаборатории на расстоянии 40 *см* от „Nitra" лампы в 3000 метро-свечей, кроме 1-й серии, проведенной при лампе в 4000 метро-свечей. Ветки сосны срезались, как обычно, под водой, во всех опытах одновременно, чтобы исключить влияние на ассимиляцию различного состояния хвои в зависимости от момента срезания. Затем они, погруженные нижним концом в воду, помещались во влажную камеру на рассеянный свет на окне в лаборатории и пускались в опыт через различные промежутки времени. Температура втечение опытов в колбах поддерживалась одна и та же — около 21—22° — при помощи поливки их холодной водопроводной водой. Продолжительность каждого опыта 15 мин.

[1] Журн. Русск. бот. общ. т. 15, № 3 (1930), табл. 3, стр. 211.

Первая серия опытов пришлась на сухое время и, как видно из цифровых данных (см. табл. 1 оп. 28. VI), ассимиляция, будучи незначительной после одного часа пребывания ветки во влажной атмосфере, постепенно возрастала по мере удлинения этого срока, достигнув через 3 часа наибольшей величины.

ТАБЛИЦА 1

Влияние времени выдерживания ветки во влажной атмосфере на ассимиляцию. Сосна

I серия. — До дождей			II серия. — После дождей		
Число и месяц	Время выдержив. во влажн. атмосфере	Кол. погл. CO_2 в *мг* на 1 *г* св. веса хвои	Число и месяц	Время выдержив. во влажн. атмосфере	Кол. погл. CO_2 в *мг* на 1 *г* св. веса хвои
1929 г.					
28. VI	1 ч.	0,56	7.VII	5 ч.	1.40
„	2 „	0,78		6 „	1.25
„	3 „	1,22		8 „	1.56
				20 „	1.20
				24 „	1.27
I. VII	3 „	1,60		48 „	1.68
„			9.VII	Непоср. срез.	1.76
				2 ч.	1.62
				3 „	1.80
				4 „	1.35

Но в период после очень больших дождей хвоя сосны ассимилировала одинаково, независимо от срока пребывания во влажной атмосфере, начиная от 5 часов и до 2 суток (оп. 7.VII). Даже непосредственно срезанная перед опытом ветка по интенсивности ассимиляции не уступала веткам, выдержанным в воде во влажной атмосфере втечение нескольких часов (оп. 9.VII). Таким образом, в очень сухие периоды для получения обычных ассимиляционых величин следует предварительно выдерживать материал во влажной атмосфере не менее 3 часов.

Если с сосной, в силу ее ксероморфизма, при известных условиях можно было работать со срезанными даже без воды ветками, не опасаясь снижения ассимиляции, то работа с другими хвойными требовала в этом отношении большей осторожности. Для выяснения этого вопроса были проведены ориентировочные опыты с елью и лиственницей.

Влияние срезания ветки на ассимиляцию

Опыты проводились с однолетней хвоей ели на ЮЗ открытой стороне елового насаждения, на том же дереве, с которого и в дальнейших опытах бралась хвоя. Ко времени опытов (середина августа) однолетняя хвоя была уже вполне развита. В каждом опыте сравнивалась одновременно при одинаковых условиях освещения ассимиляция ели на:

1) несрезанной ветке (методику см. l. c., стр. 211),
2) срезанной под водой и до конца опыта получавшей воду и
3) срезанной без воды и совсем не получавшей воду ветке.

Побеги срезались за 15—20 мин. до начала опыта. По окончании каждого опыта вновь определялась ассимиляция несрезанной ветки в целях контроля методики. Как видно из табл. 2, в оп. 12.VIII обе срезанные ветки не только не отстают, но ассимилируют даже несколько интенсивнее несрезанной.[1] В оп. 13.VIII результаты кажутся на первый взгляд несколько

[1] Возможно, что при этом играет роль временное улучшение водоснабжения хвои, вследствие устранения натяжения водных нитей при перерезке (Iwanoff L. A. 1925).

ТАБЛИЦА 2

Влияние срезания ветки на ассимиляцию

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t° в С втечение опыта		Относительная влажность в % %		Состояние неба: Солнце (S) Облачность (B)	Интенсив. освещения фотометра за 10 мин	Исх. конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Количество поглощ. CO_2		Свежий вес в *г*	Колич. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1ч. исх. конц. CO_2 и 1 *г* св. в		
			снаружи	в колбах	7^h	13^h				Абсол. в *мг*	в % %		Несрезанн.	Срезанн. под водой	Срезанн. без воды
1928 г.	**Лиственница**														
10.VIII	a) Несрезанн. . . .	$13^h27' - 13^h42'$								0,60	26,8	0,75	3,72		
	b) срез. под водой .	$13^h30' - 13^h45'$	$18\frac{1}{2}$	$17\frac{1}{2}$ —	80	60	S_0 B_9	0,46	0,579	0,65	29,2	1,13		3,41	
	c) „ без воды .	$13^h31' - 13^h46'$	18	— 19						0,754	35,1	0,935			3,96
	Срез. за 17—20′ до опыта Несрезанная	$13^h50\frac{1}{2}' - 14^h1'$	18 — 20	17 — 20	„	„	S_{2-4} B_{7-6}	1,26	— „ —	0,78	36,1	0,75	6,96		
	Ель.														
12.VIII	a) Несрезанн. . . .	$12^h13' - 12^h28'$		21,2—26						0,81	36,0	1,49	2,68		
	b) срез. под водой .	$12^h15' - 12^h30'$	18,8—21,5	21—26,8	84	76	S_{0-3} B_{10-9}	1,37	0,586	0,87	38,6	1,36		3,21	
	c) „ без воды .	$12^h17' - 12^h32'$		20—26,5						0,73	32,4	1,20			2,93
	Срез. за 15—17′ до опыта Несрезанн.	$12^h35' - 12^h50'$	18,5—17,3	20,5—19	„	„	S_0 B_{10}	0,46	— „ —	0,49	21,8	1,49	1,50		
	Ель														
13.VIII	a) Несрезанн. . . .	$14^h9' - 14^h19'$								0,3118	11,4	1,49	1,33		
	b) срез. под водой	$14^h10' - 14^h20'$	25 — 26	27—28	99	58	S_{4-2} B_4	1,51	0,57	0,420	16,3	1,30		2,12	
	c) „ без воды .	$14^h11' - 14^h21'$								0,220	10,2	1,43			0,97
	Срез. за 20′ до опыта Несрезанн.	$14^h26' - 14^h36'$			„	„	S_{4-3-4} B_4	1,73	— „ —	0,3118	11,4	1,49	1,33		

странными: все три ветки ассимилируют разно. Объясняется это, повидимому, следующим образом: безоблачный с утра, жаркий, сухой день, время опыта—14 ч., срезаны ветки за 20 мин. до начала опыта,—при таких условиях срезанная в воздухе и не получающая воды ветка, теряя воду, естественно, снижает ассимиляцию, а срезанная под водой и могущая всасывать воду в течение 20 мин. до опыта и 10 мин. в течение опыта, ассимилирует даже несколько интенсивнее несрезанной. Этими неблагоприятными для ассимиляции условиями объясняется и общее понижение ассимиляционных величин в оп. 13.VIII по сравнению с оп. 12.VIII, несмотря на более интенсивное освещение.[1] Интересно проследить ход ассимиляции в течение 12. и 13.VIII на несрезанной ветке в зависимости от колебаний внешних условий, проверяя вместе с тем правильность методики. 12.VIII с сильным падением освещения (с 1,37 до 0,46) и температуры резко снизилась и ассимиляция; в оп. 13.VIII при почти полном постоянстве внешних условий несрезанная ветка сохраняет одну и ту же величину ассимиляции, подтверждая тем самым правильность методики. Кроме того, нами был проведен опыт с лиственницей на ЮЗ стороне лиственничной посадки 16—18 л. В этом опыте, проведенном по той же схеме, что и с елью, обе срезанные ветки ассимилируют наравне с несрезанной (цифры одного порядка). Здесь интересен ход ассимиляции лиственницы в зависимости от света при всех прочих неизменившихся условиях. Первый опыт с несрезанной веткой был проведен при почти облачном небе, при слабом освещении (0,46); непосредственно вслед за тем проведен на той же ветке 2-й опыт при резко изменившихся условиях освещения, — преимущественно на прямом солнечном свету. С повышением освещения и температуры резко возросла и ассимиляция.

Таким образом, у ели и лиственницы, так же как у сосны, при условии благоприятного для ассимиляции водного режима, срезание ветки за 15—20 мин. до начала опыта не сказывается на ее ассимиляции. В условиях менее благоприятного водного режима необходимо обеспечить ветку водой. При этом интересно было выяснить, имеет ли значение срезание ветки под водой. Опытным материалом служила пихта. Оба опыта проведены на прямом солнечном свету, в жаркие сухие дни при t 22—25° С, — в условиях, когда влияние воды могло оказаться наиболее резко. Как видно из нижеследующей таблицы, в обоих опытах ветка, срезанная в воздухе, без

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	Колич. поглощ. CO_2 в *мг* расч. на 1 *г*		Соотнош. ассимил. величин. Срезанн. в воде = 1
1929 г.	Пихта				
25.V	а) срез. в воде	$10^h 1' - 10^h 11'$	2.00		
	b) „ без воды	$10^h 0' - 10^h 10'$		1.34	1 : 0,67
27.V	а) срез. в воде	$10^h 28' - 10^h 38'$	2.28		
	b) „ без воды	$10^h 27' - 10^h 37'$		0.86	1 : 0,37

воды, ассимилировала слабее. Следует также отметить, что ветка, срезанная под водой, в опыте, проведенном через 1 час после срезания, ассимилировала наравне с веткой в опыте, проведенном через $^1/_2$ часа, в противоположность срезанной в воздухе ветке, снизившей ассимиляцию. Следовательно, несомненно срезание под водой имеет положительное значение для ассимиляции. В силу этого мы всегда применяли этот способ срезания

[1] Интенсивность освещения измерялась при помощи трубчатого фотометра проф. Иванова и выражена в бунзеновских единицах.

и обеспечивали ветку водой до конца опыта, сокращая вместе с тем до минимума время от момента срезания до начала опыта. Таким образом, как у сосны, так и у других хвойных, при соблюдении известных условий, работа на срезанных ветках вполне возможна без существенного отклонения от величин ассимиляции, обычных для несрезанных побегов.

Ассимиляционная способность ели (Picea excelsa Link).

Остановимся прежде всего на ассимиляционной способности световой ели на прямом солнечном свету. Проведенные в 1928 и 1929 гг. опыты с хвоей прошлогоднего развития показывают, что световая ель по интенсивности ассимиляции значительно уступает сосне (см. приложение табл. № 1). Если количества CO_2, поглощенные в каждом данном опыте елью и сосной, выразить в виде отношения, взяв сосну за единицу, и далее взять среднее из этих отношений, то получим из 8 опытов 1928 г. среднее отношение 1:0,47 и совершенно тот же результат в среднем из 8 опытов 1929 г. (1:0,45). Таким образом, на прямом солнечном свету энергия ассимиляции ели вдвое слабее, чем у сосны.

Подобный результат получили Любименко (1910) и Стольфельт (1921), с тем лишь различием, что по Любименко сосна получает перевес над елью только при температуре 25° и выше, тогда как мы наблюдали его в интервале 18—25°.

Так как известно, что ель более, чем сосна, требовательна к влаге, то в этом обстоятельстве можно было бы предположить причину ее более низкой ассимиляционной способности. Однако наши опыты пришлись на лето 1928 г., выдающееся обилием выпадавших осадков, так что с этой стороны несомненно условия были оптимальны. Более вероятно другое предположение, о влиянии различий в устьичном аппарате сосны и ели. Благодаря большей подвижности, устьица ели в опытах на солнце при ничтожном снижении влажности, вероятно, успевали прикрываться.

Косвенным указанием на это служат, напр., опыты Иогансона, (1926), который нашел, что на сильном свету и при высокой температуре ассимиляция быстро падала у теневого папоротника (*Dryopteris austriaca*) втечение первых 10-15 мин. опыта, тогда как световые папоротники (*Dryopteris spinulosa* и особенно *Eupteris aquilina*) мало снижали ассимиляцию за тот же срок; при этом Иогансон указывает, что снижение ассимиляции идет параллельно закрыванию устьичных отверстий. Такое же закрывание устьичных отверстий у ели тем более вероятно, что Стольфельт (1927) указывает на чрезвычайно быструю реакцию устьичного аппарата ели, измеряемую секундами. Кроме того, хвоя ели имеет гораздо меньше устьиц по сравнению с сосной. На 1 *мм*^{2} поверхности у световой хвои ели приходится всего лишь 28 устьиц, у сосны 71; расстояние между рядами устьиц у сосны = 6μ, тогда как у ели оно = 8μ. Кроме устьиц, по данным Стольфельта (1921, стр. 279) световая хвоя ели содержит почти вдвое меньше хлорофилла по сравнению с сосной. Однако Любименко (1910 и 1916) получил иной результат; по его данным содержание хлорофилла у той и другой породы (правда, без учета разницы световой и теневой хвои) примерно одинаково.

Вообще же, помимо устьиц и хлорофилла, несомненно, какие-то другие факторы играют существенную роль в различии ассимиляционной способности сосны и ели. На это указывает влияние возраста хвои, на которое мы натолкнулись при исследовании ассимиляционной способности световой ели на прямом солнечном свету. Обычно в опыт бралась хвоя предыдущего года; взяв же в конце лета хвою текущего года в то время когда рост ее можно было считать законченным (вторая половина августа), мы получили иное соотношение ассимиляции ели и сосны, а именно, све-

товая ель не уступала сосне (1 : 1,05). Так как летом 1928 г. было проведено всего лишь 3 таких опыта, то в следующем году они были повторены. Проведенные во второй половине августа 1929 г. опыты эти подтвердили результаты предыдущего лета; оказалось, что в среднем из 7 опытов однолетняя хвоя ели лишь немного отстает от сосны (1 : 0,82), тогда как двухлетняя отставала от сосны вдвое (1 : 0,46). Отсюда можно было предположить, что однолетняя хвоя ели обладает более высокой ассимиляционной способностью, чем двухлетняя, а также, что зависимость ассимиляционной способности от возраста хвои различна у ели и сосны. Разведочные в этом направлении опыты показали, что молодая хвоя ели (но закончившая свой рост) действительно ассимилирует несколько интенсивнее двухлетней (1 : 0,79). У сосны же различия почти нет (1 : 0,92).

Такие же результаты получил и Стольфельт (1924)[1].

Он также нашел, что у ели на прямом солнечном свету ассимиляция с возрастом падает, и однолетняя хвоя дает более высокие ассимиляционные величины, чем двухлетняя; у сосны же величина ассимиляции не меняется в зависимости от возраста хвои[2].

Так как число устьиц с возрастом не меняется, а количество хлорофилла даже возрастает, то ясно, что объяснить понижение ассимиляционной способности только этими факторами нельзя. Необходимо допустить какие-то другие внутренние факторы, которые должны играть роль в объяснении различий этой способности у разных пород.

Приведенные опыты указывают насколько важно считаться с возрастом хвои при сравнении ассимиляции разных пород.

В опытах на рассеянном свету при сплошь облачном небе (см. приложение, табл. 2) световая хвоя ели так же, как и на прямом солнечном свету, ассимилирует вдвое слабее световой сосны (среднее соотношение из первых 4 опытов 1928 г. = 1 : 0,45). Надо, однако, заметить, что в вышеприведенных опытах освещение было несколько сильнее, чем 30% (обычное для взятой нами средней ступени), так как во всех опытах солнце сквозило через облака ($S_0 - S_2$). Поэтому, полученное здесь соотношение ассимиляционных величин нехарактерно для взятой нами средней ступени. И, действительно, более пасмурные дни (S_0B_{10} — дождь), когда освещение было всего лишь около 20%, световая ель ассимилирует наравне с сосной (1 : 0,99). Так как первые 4 опыта на рассеянном свету были проведены при освещении свыше 30%, а последние 4 при освещении около 20%, то среднее соотношение из всех 8 опытов (1 : 0,72) можно принять наиболее характерным для промежуточного освещения в 30%. В общем, мы можем отметить, что соотношение ассимиляционных величин сосны и ели по мере понижения освещения меняется в пользу

[1] Любименко получил противоположные результаты. Молодая хвоя сосны и ели ассимилировала значительно слабее двухлетней. Опыты автора однако не вполне сравнимы с нашими, так как производились при очень высоких концентрациях CO_2 и брались молодые листья, еще не принявшие окончательной окраски (т. е., может быть, не вполне развитые).

[2] Однако Стольфельт считает падение кривой ассимиляции с возрастом лишь кажущимся, так как оно имеет место лишь в случае пересчета ассимиляционных величин на свежий вес хвои, при расчете же на одинаковое число игл результат получается иной. Определив соотношение между числом игл и свежим весом в зависимости от возраста, Стольфельт получил, что у ели число игл на единицу свежего веса с возрастом падает благодаря тому, что сухой и свежий вес хвоинок с возрастом увеличивается и притом довольно значительно, так как 6-летняя игла весит почти вдвое больше однолетней. При расчете на число игл Стольфельт получил, что ассимиляция ели на 100% свету с возрастом медленно и неровно повышается до 5 лет и затем уже резко падает. При этом однако, как раз ассимиляция двухлетней хвои ели даже при расчете на число игл нисколько не выше ассимиляций однолетней хвои. Кроме того, мы считаем такой расчет не вполне правильным, так как брать за единицу сравнения иглу было бы возможно лишь в том случае, если бы ее размеры с возрастом не менялись. Между тем, игла — величина неопределенная, меняющаяся в сильной мере от суммы условий развития, различной в различные годы.

ели. Возможно, что недостаток диффузии CO_2 в хвою, вследствие меньшего числа устьиц, сказывается тем меньше, чем слабее освещение, а вместе с ним и ассимиляция.

На еще более низкой ступени освещения (около 10%), — в тени группы больших елей, — световая ель ассимилировала наравне с сосной (1 : 1,04). Впрочем чистая ассимиляция вероятно и здесь была у ели меньше, так как дыхание ели, как ниже увидим, вдвое слабее дыхания сосны.

Рассмотрим теперь на теневой хвое работу ассимиляционного аппарата ели на самой низкой ступени освещения (1 — 2%), в глубине елового насаждения. Во всех этих опытах преимущество на стороне ели. Правда, работа близка к компенсационному пункту, количества углекислоты, поглощенной или выделенной за время опыта, невелики, но в большинстве случаев выходят за пределы ошибки опыта и все опыты дают совершенно согласные результаты. В среднем из 7 опытов (см. прилож. табл. 3) мы имеем в этих условиях освещения у сосны — выделение CO_2, а у ели, — во всех без исключения опытах, — разложение CO_2. Если ввести поправку на дыхание, которое у сосны значительно выше (сосна — 0,29, ель — 0,14 *мг* CO_2 на 1 *г*), получим величины чистой ассимиляции, близкие для обеих пород, с очень небольшим перевесом в сторону ели (0,274 для ели и 0,23 *мг* для сосны). В тех же случаях, когда опыты проводились при несколько лучших условиях освещения, — хотя и в глубине елей, но ближе к опушке, получалось большее у обоих объектов разложение CO_2 и среднее соотношение сосны к ели = 1 : 1,41.

Следовательно, при слабом освещении теневая ель обнаруживает более высокий, чем теневая сосна, положительный ассимиляционный баланс, но „чистая" ассимиляция у той и другой породы мало различаются.

Эти опыты по определению ассимиляционной способности сосны и ели при минимальном освещении вначале мы проводили в глубине насаждения соответствующей породы. Но при такой постановке являлось крайне затруднительным составить себе ясное представление о компенсационном пункте различных древесных пород, так как освещение в естественных местообитаниях теневой хвои — величина в высшей степени изменчивая, вследствие движения тени вместе с солнцем. Кроме того, выставляя в каждый опыт одновременно 2 колбы рядом, мы не могли иметь уверенности в абсолютном тождестве условий освещения даже этих двух колб втечение опыта. Между тем, для выяснения специфических различий ассимиляции древесных пород с точки зрения их светолюбия и теневыносливости вопрос о компенсационном пункте представляет особый интерес. Ввиду этого, в опытах по определению компенсационного пункта, в дальнейшем мы пользовались темной комнатой с освещением электрической лампой в 50 свечей. Меняя расстояние опытного объекта от источника света, мы получали различные степени освещенности от 312 до 50 метро-свечей. Опыты эти ставились в лабораторном домике на опытном участке Кабинета анатомии и физиологии растений в парке ЛТА. Средняя их продолжительность $^1/_2$ часа. Температура преимущественно около 20°, как наиболее обычная для нашего вегетационного периода. Определялось также и дыхание. Опыты по определению компенсационного пункта теневой сосны уже описаны в опубликованной статье о сосне (стр. 216). Сравним с ними данные, полученные для теневой хвои ели при 20° (см. приложение, табл. 18). При 200 метро-свечах, т. е. при том освещении, при котором у сосны мы нашли компенсационный пункт при t около 20°, у ели наблюдается еще поглощение CO_2 (в среднем 0,06 *мг* CO_2), и только при 100 м. св. находим величину, близкую к компенсационному пункту (в среднем — 0,03 *мг* CO_2). Полученный нами результат не подтверждает данных Столь фельта, у которого теневыносливая ель требовала для компенсационного пункта более высокого освещения, нежели светолю-

бивая сосна. По нашим данным продуктивная (с положительным балансом) работа хвои ели возможна при освещении более слабом, чем у сосны. Если ввести поправку на дыхание, которое у ели в среднем (—0,14 *мг*) вдвое слабее, чем у сосны (—0,29 *мг*), то цифры выравниваются. Так, при освещении в 200 м/св. чистая ассимиляция у сосны 0,21, у ели 0,20 *мг* CO_2. Таким образом, разница в работе хвои сосны и ели на этой низкой ступени освещения происходит не вследствие различия в работе ассимиляционного аппарата, как полагал В. Н. Любименко (1910), а за счет различного дыхания этих двух пород. Однако, для растения важно то освещение, при котором ассимиляция покрывает затраты на дыхание и выше которого начинается процесс накопления органического вещества. Этот процесс начинается у ели, в согласии с ее теневыносливостью, на более слабом свету, чем у светолюбивой сосны.

При определении компенсационного пункта необходимо считаться с температурой (Мюллер, Müller 1928), так как известно, что дыхание и фотосинтез находятся в различной зависимости от нее[1]. Мы остановились лишь на данных при 20°—температуре, принятой нами для сравнения ассимиляции всех пород между собою. Некоторые данные были нами получены для ели и при других температурах. Если при 200 м/св. и t в 20° наблюдалась лишь слабая ассимиляция (0,06 *мг* CO_2), то при t в 15—16° ассимиляция достигает уже заметных величин (около 0,40 *мг*). При 100 м/св. и 20° мы имеем у ели компенсационный пункт или же выделение CO_2, а при 17° — определенно преобладает поглощение CO_2. При этой же t — 17° компенсационный пункт приходится на освещение в 62 м/св., а при еще более низкой t в 15° можно наблюдать еще преобладание ассимиляции даже при 50 м/св. На положении компенсационного пункта могут отражаться, конечно, и другие факторы, вообще влияющие на ассимиляцию. Поэтому при проведении этих опытов, как наиболее методически тонких, мы обращали особое внимание на то, чтобы общие условия ассимиляции были благоприятны.

Нами уже было выяснено соотношение ассимиляционной способности ели и сосны на высоких ступенях освещения на световой хвое. Некоторое количество опытов проведено было на этих ступенях и с теневой хвоей. Теневая хвоя ели, как и световая, ассимилирует слабее теневой хвои сосны на прямом солнечном свету. Если исключить опыт 18.VII, вследствие резкого падения ассимиляции ели, — и абсолютно и относительно сосны[2], — получим в среднем, что ассимиляционная способность теневой ели на прямых лучах примерно в полтора раза слабее теневой сосны (см. приложение, табл. 4).

На рассеянном свету при сплошь облачном небе теневая хвоя ели ассимилирует наравне с теневой сосной, в среднем, соотношение ассимиляционной способности сосны и ели = 1 : 0,93 (см. приложение, табл. 4).

При исследовании ассимиляционной способности ели некоторое внимание было уделено нами и непосредственному сравнению ассимиляционной световой и теневой хвои ели при различных условиях освещения. На прямом солнечном свету, в среднем, из 7 опытов, теневая хвоя, как

[1] Хардер (Harder 1923) указал также на сильное влияние предшествующего освещения на абсолютную величину компенсационного пункта. У нас предшествующее освещение теневой и световой породы соответствовало естественным условиям освещения каждой из них.

[2] Падение ассимиляции в оп. 18. VII связано, повидимому, с очень жарким, сухим безоблачным с самого раннего утра днем при предшествующем долгом периоде сухой погоды. Кроме того, опыт проводился ок. 13 ч., т. е. в то время дня, когда при выше описанных условиях у большинства растений, по наблюдениям многих исследователей, происходит снижение и даже прекращение ассимиляции вследствие закрывания устьиц. Повидимому, как это указывал Стольфельт, действительно, устьица ели более чувствительны к этим неблагоприятным условиям и закрываются раньше, чем у сосны.

и у сосны, ассимилирует слабее световой (1 : 1,29). При этом надо заметить, что колебания ассимиляционных величин в различных опытах у теневой хвои были довольно значительны и во всяком случае, опять как у сосны, более резки, чем у световой в тех же самых опытах.

Из небольшого числа опытов на рассеянном свету только один был проведен при освещении ок. 30% (S_0B_{10}), когда теневая хвоя сильно превысила ассимиляцию световой (1 : 0,58), остальные — при более высоком освещении (S_0 — $_3$). В среднем из 5 опытов получаем выравнивание ассимиляционных величин (1 : 1,10). На более низкой ступени освещения, в тени группы больших елей (ок. 10%), теневая хвоя ассимилирует уже вдвое энергичнее световой (1 : 0,50).

И, наконец, пара опытов, проведенных одновременно с теневой и световой хвоей ели (см. нижеслед. таблицу) при искусственном минимальном освещении в 200 и 140 м/св. показывают, что теневая хвоя способна разлагать CO_2 при более низком освещении, чем световая: если у теневой хвои наблюдается компенсационный пункт, то световая обнаруживает выделение CO_2; если у световой компенсационный пункт, то теневая уже ассимилирует. И это отношение остается даже для чистой ассимиляции при введении поправки на дыхание, хотя у световой хвои последнее при t 20° = 0,21 *мг*, а у теневой 0,14 *мг* CO_2 в 1 ч. на 1 *г* свежего веса.

Дата	Опытный материал	Время опыта	Колич. поглощен. или выдел. CO_2 в 1 час на 1 *г* свеж. веса в *мг*.		То же с поправкой на дыхание	
1928 г.	Хвоя ели					
15.VIII	а) Световая	11h 25′ — 11h 55′	0,00		0,21	
	Теневая	11h 24′ — 11h 54′		0,27		0,41
„	б) Световая	12h 23′ 12h 53′	—0,15		0,06	
	Теневая	12h 25′ 12h 55′		0,00		0,14

Примечание. Опыты проведены при t 18 — 22° С

В общем, соотношение ассимиляции сосны и ели при различных условиях освещения таково:

Освещение	Сосна и ель Ассим. сосны = 1		Свет. и тенев. хвоя Ассим. тенев. = 1	
	Светов. хвоя	Тенев. хвоя	Ель	Сосна
Прямой солнечный свет 100%	1 : 0,46	1 : 0,66	1 : 1,29	1 : 1,31
Рассеянн. свет — 30% полн.	1 : 0,72	1 : 0,93	1 : 1,00	1 : 0,67
„ „ 10% „	1 : 1,04	—	—	—
„ „ 4 — 5% „	—	1 : 1,41	1 : 0,50	1 : 0,50

Как видим, с понижением освещения соотношение ассимиляционной способности сосны и ели меняется в пользу ели. Несколько более выгодное для ели соотношение ассимиляционной способности, которое мы имеем на теневой хвое, по сравнению со световой, по всей вероятности следует отнести за счет плохого качества теневой хвои сосны: теневая хвоя, служившая обычно материалом в прежних опытах с сосной, была израсходована и пришлось пользоваться теневой хвоей от деревьев более старых.

Во всяком случае из таблицы (3 и 4 столбец) видно, что характер соотношения ассимиляционной способности световой и теневой хвои ели при различных ступенях освещения тот же, что и у сосны.

Чтобы полнее охарактеризовать ассимиляционную способность ели, бросим беглый взгляд на абсолютные величины ее ассимиляции. Из таблицы 3 видно, что в среднем интенсивность ассимиляции, как световой, так и теневой хвои ели на средней и максимальной ступенях освещения одинаковы, тогда как у сосны — у той и у другой хвои — при переходе от среднего освещения к максимальному наблюдается значительное повышение ассимиляции (на 20—30%). Таким образом, у ели оптимум ассимиляции достигается уже при освещении в 30% полного, выше которого интенсивность ассимиляции остается в среднем неизменной. У сосны оптимум ассимиляции приходится лишь на полное освещение.

Сопоставив все результаты опытов с елью и с сосной, можно сделать следующие выводы:

1. На прямом солнечном свету интенсивность ассимиляции ели значительно слабее сосны — световой хвои в 2 раза, теневой — в $1^1/_2$ раза.

ТАБЛИЦА 3

Условия освещения	Теневая хвоя						Световая хвоя			
	Сосна			Ель			Сосна		Ель	
	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г.	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100	Кол. разл. CO_2 на 1 г. а) ассим., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100
Слаб. освещен. 1% (в глуб. елового насажд.)	а)—0,06	—	—	а) 0,134	6,6	—	—	—	—	—
	б) 0,23	7,5	—	б) 0,274	13,4	—	—	—	—	—
Среднее освещ. 30%	2,20	72,0	—0,29	1,95	96,0	—0,14	3,02	81	1,65	95
Полное освещ. 100%	3,07	100,0	—	2,04	100,0	—	3,74	100	1,74	100
200 м/св. (ок. 1%)	а)—0,076	—	—	а) 0,06	2,9	—	—	—	—	—
	б) 0,214	7,0	—	б) 0,20	9,8	—	—	—	—	—

2. По мере понижения освещения соотношение ассимиляционной способности ели и сосны меняется в пользу ели: а) на средней ступени освещения (30% полного) наблюдается еще отставание световой хвои ели (в 1,38 раза) и почти полное выравнивание теневой хвои (1 : 0,93); б) при освещении в 10% полного световая хвоя ели также ассимилирует наравне с сосной; в) при освещении в 4—5% полного теневая хвоя ели ассимилирует уже заметно выше сосны (в 1,4 раза); г) нижняя граница света, при которой ассимиляция при 20° идет с положительным балансом, у теневой хвои ели ниже, чем у сосны (100 м/св. вместо 200); однако, чистая ассимиляция (с поправкой на дыхание, которое у ели вдвое слабее, чем у сосны), при слабом освещении у той и другой породы одинакова, вопреки тому, что было найдено В. Н. Любименко в искусственно повышенной атмосфере CO_2.

3. Одной из причин в общем более низкой ассимиляции ели является значительно меньшее число устьиц.

4. Световой оптимум ассимиляции у ели достигается уже при освещении в 30% полного, тогда как у сосны он приходится на полное освещение;

при этом усиление освещения до 100% вызывает сильное повышение ассимиляции у сосны и почти не вызывает его у ели.

5. Отношение ассимиляционной способности световой и теневой хвои в зависимости от степени освещения у ели и сосны одинаково.

В общем, если говорить об ассимиляции с положительным балансом (не о чистой ассимиляции), можно сказать, что хвоя теневыносливой породы ели, как световая, так и еще более теневая, по сравнению с соответствующей хвоей светолюбивой породы сосны, имеет тот же характер соотношений ассимиляционной способности в зависимости от степени освещения, какое мы имели для теневой и световой хвои одной какой-либо породы — сосны или ели: ель сильно уступает сосне по использованию прямого солнечного освещения, выравнивается с нею при освещении в 30—10% полного и больше сосны приспособлена к низшим ступеням освещения, выявляя, таким образом, свою теневыносливую природу.

Ассимиляционная способность пихты (Abies sibirica Ledb)

В качестве другого представителя теневыносливой древесной породы для сравнения с светолюбивой сосной нами была исследована пихта. Так как в питомнике контрольной семенной станции, откуда бралась хвоя сосны и ели, не было пихты, а пересаженные с осени из другого питомника на участок Кабинета анатомии и физиологии растений экземпляры пихты обнаруживали резко пониженную ассимиляцию,— пришлось брать материал из питомника, расположенного в другой части парка ЛТА, в 10 мин. ходьбы от места наших опытов. Ряд опытов, проведенных со световой хвоей пихты и сосны на прямом солнечном свету, дает довольно близкие для обеих пород цифры (см. приложение, табл. 5). Если взять среднее соотношение ассимиляционных величин, как мы поступали обычно, то получим 1 : 1,02, т. е. ассимиляционная способность световой пихты на прямом солнечном свету не уступает световой сосне. Исходя из представления о пихте, как о породе еще более теневыносливой, чем ель, и следовательно, более приспособленной к свету невысокой интенсивности, нельзя было ожидать подобного результата. Так как пихтовый питомник, откуда мы брали материал для опытов, находился в лучших условиях влажности, то в этом обстоятельстве мы сначала предположили причину ее высокой ассимиляционной способности на прямом солнечном свету. Для проверки необходимо было создать ко времени опыта оптимальные условия влажности для обеих сравниваемых пород путем выдерживания материала во влажной атмосфере. Однако, как видно из нижеприв. табл., такое пред-

Ассимиляционная способность световой хвои сосны и пихты на прямом солнечном свету после выдерживания во влажной атмосфере втечение суток

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	Колич. погл. CO_2, расч. на 1 ч., 1 г и исх. концентр. CO_2, в *мг*		Соотношение ассимиляц. величин Сосна = 1
			Сосна	Пихта	
1929 г. 12.VII	Сосна	13h 15′ — 13h 25′	1,47		
	Пихта			1,07	1 : 0,73
13.VII	Сосна	10h 45′ — 10h 55′	1,16		
	Пихта	10h 48′ — 10h 58′		1,05	1 : 0,90
13.VII	Сосна	11h 37′ — 11h 47′	1,28		
	Пихта	11h 38′ — 11h 48′		1,49	1 : 1,16
					1 : 0,93

Примечание: Опыты проведены при t 26—28° С

варительное выдерживание веток обеих пород — сосны и пихты — втечение суток во влажной атмосфере не внесло изменений в соотношение их ассимиляционных величин.

Соотношение в среднем близко к 1 (1 : 0,93), т. е. и в этом случае световая пихта лишь незначительно отстает от сосны. Другую причину относительно высокой ассимиляционной способности пихты можно было предположить в лучших почвенных условиях пихтового питомника. Люндегорд определенно указывает на зависимость ассимиляции от почвенных условий. Более высокую ассимиляцию на удобренной почве находили и мы у дуба (см. ниже стр. 27). Однако, контрольные опыты (см. таб.), в кото-

Контрольные опыты по ассимиляции пихты и сосны.

Число и месяц	Время опыта	t в °C в течение опыта		Отн. влажн. в %		Состоян. неба солнце S облачн. B	Колич. разлож. Co_2 в *мг*			
							Пихта		Сосна	
		Снаружи	В колбе	7^h	13^h		1-е дерево	2-е дерево	на участ.	пихт. пит.
1928 г.										
II.VII	$12^h\ 10'—12^h\ 20'$	23	23—24	85	54	S B_1 Cu	2,10	3 00	2,06	2,58
II.VII	$12^h\ 50'—13^h\ 0$	23	23—24	85	54	S_4 B_1 Cu	1,04	1,40	2,46	2,40

рых пихта из питомника сравнивалась не только с обычной сосной с нашего участка, но также с сосной из того же питомника, где пихта и сосна находились в одинаковых условиях влажности и почвы, не дали иного соотношения ассимиляции в пользу сосны [1]. Кроме того, надо добавить, что в некоторых опытах с пихтой (май 1929 г. и август 1930 г.; см. приложение, табл. 5) материал брался для проверки с другого близкого вида пихты (*Abies balsamea*), растущего в парке (цветник) на неудобренной почве. В этих опытах пихта также обнаружила высокую ассимиляционную способность, не уступающую сосне. В опытах Любименко ассимиляция не растущего у нас в СССР вида пихты (*Abies nobilis*) была также очень высокая: пихта ассимилировала энергичнее сосны на косых лучах солнца, однако, в противоположность нашим опытам, уступала ей на перпендикулярных лучах.

Полученный нами результат находится в соответствии с анатомическим строением хвои. Так, хвоя пихты, оказывается, обеспечена устьицами лучше сосны и ели. В нижеследующей таблице приведены для этих 3 пород: число устьиц на 1 $мм^2$ поверхности хвои и расстояние между их рядами [2]:

	Сосна		Ель		Пихта	
	Светов.	Тенев.	Светов.	Тенев.	Светов.	Тенев.
Количество устьиц на 1 $мм^2$ поверхности	71	63	28	23	77	58
Расстояние между продольными рядами устьиц в микронах .	42	43	70	71	31	27

[1] В этом опыте обнаружилась большая чувствительность пихты к времени от момента срезания до начала опыта. Так, в опыте, проведенном через $1^1/_2$ часа после срезания ветки, интенсивность ассимиляции пихты понизилась примерно вдвое по сравнению с данными опыта, проведенного через $^1/_2$ часа после срезания, в то время как у сосны в обоих опытах интенсивность ассимиляции не изменилась.

[2] Измерения произведены в Кабинете анатомии и физиологии растений ЛТА сотрудницей И. М. Калининой.

Из всех приведенных хвойных пихта занимает первое место по обеспеченности хвои устьицами, сосна идет очень близко; резко отстает ель.

Кроме того, у пихты ассимиляционная ткань имеет форму палисадной паренхимы и тем сближает хвою пихты с строением листьев лиственных пород, отличающихся, как ниже увидим, более высокой сравнительно с хвойными ассимиляционной способностью. Наконец, следует отметить и высокое содержание хлорофилла. По данным Любименко (1916), хвоя пихты значительно богаче ($1^1/_2$ раза) хлорофиллом по сравнению с другими хвойными. На 1 *кг* свежего веса хвои приходятся следующие количества хлорофилла в граммах:

1) Pinus silvestris	1,13 *г.*
2) Picea excelsa	1,20 „
3) Larix sibirica	1,30 „
4) Abies sibirica	1,75 „

На средней ступени освещения при сплошь облачном небе ($S_0 B_{10}$) соотношение ассимиляционной способности сосны и пихты меняется в пользу последней. Если на прямом солнечном свету пихта ассимилировала наравне с сосной, то здесь она ассимилирует значительно энергичнее ее (1 : 1,75 — см. приложение, табл. 6).

Наконец по способности использовать минимальное освещение пихта заходит дальше сосны. При освещении в 200 м/св., соответствующем компенсационному пункту сосны, у пихты наблюдается еще отчетливая ассимиляция, в два раза превышающая ассимиляцию ели на этой ступени освещения (см. приложение, табл. 19). Компенсационный пункт пихты лежит, как у ели, при 100 м/св., но если ввести поправку на дыхание, то получим более высокую ассимиляционную способность у пихты. Так, чистая ассимиляция ели при 100 м/св. составляет всего лишь 0,11 *мг* CO_2, тогда как у пихты она почти втрое больше — 0,32 *мг*, вследствие того, что дыхание пихты в среднем — 0,34 *мг* CO_2, у ели же выражается скромной цифрой в 0,14 *мг* [1].

Таким образом, у пихты мы имеем высокую ассимиляционную способность при всех степенях естественного освещения. Максимальное освещение она использует наравне со светолюбивой сосной, минимальное — наравне с елью, или даже несколько лучше ее, но оптимум имеет при среднем освещении.

Чтобы закончить обзор опытов с пихтой, остается еще сказать пару слов об ориентировочных опытах, в которых сравнивалась ассимиляция теневой пихты и сосны на высоких ступенях освещения, а также ассимиляция световой и теневой пихты. Опыты эти показали, что теневая хвоя пихты на прямом солнечном свету ассимилирует гораздо слабее той же хвои сосны (1 : 0,58) и выравнивается с нею на средней ступени (1 ; 1,01).

Хотя здесь имеется лишь по одному опыту, но результаты совершенно согласуются с теми, которые были получены при сравнении теневой ели с теневой сосной.

При сравнении ассимиляционной способности световой и теневой хвои пихты получаем опять, как и у ели, более слабую ассимиляцию теневой пихты на прямом солнечном свету (1 : 2,00) и более интенсивную на рассеянном (1 : 0,71).

Таким образом, работа ассимиляционного аппарата теневой хвои пихты, в общем, аналогична работе теневой хвои ели.

---

[1] Во всех опытах по определению компенсационного пункта пихты была выдержана температура в 20°.

ТАБЛИЦА 4

Освещение	Теневая хвоя						Световая хвоя			
	Сосна			Пихта			Сосна		Пихта	
	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) асс., б) чист. асс	Отнош. к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) асс., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. асс.	Отношение к полному, принят. за 100	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. асс.	Отношен. к полному, принят. за 100
Слаб. освещение 1% (200 м/св.).	а)—0,076	—	—	а) 0,13	11,1	—	—	—	—	—
	б) 0,214	10,6	—	б) 0,47	40,1	—	—	—	—	—
Среднее освещ. 30% .	2,84	140	— 0,29	2,88	246	— 0,34	1,97	77	3,40	130
Полное освещ. 100% .	2,02	100	—	1,17	100	—	2,54	100	2,61	100

Из приведенных в таблице 4 абсолютных цифр видно, что световой оптимум ассимиляции пихты, подобно ели, приходится на освещение около 30 % полного; но при переходе к полному освещению пихта снижает ассимиляцию, тогда как у ели ассимиляция была одинакова на этих двух ступенях, а у сосны наблюдалось повышение.

Наконец и здесь можно отметить тот же общий характер соотношений ассимиляционной способности в зависимости от степени освещения, который мы видели при сравнении с сосной другой теневыносливой породы — ели, а также при сравнении теневой хвои сосны и ели со световой хвоей: как видно из нижеслед. таблицы, по мере понижения освещения соотношение ассимиляционного баланса пихты и сосны меняется в пользу пихты.

Освещение	Сосна и пихта. Ассим. сосны = 1		Светов. и тенев. хвоя Ассим. тенев. = 1	
	Светов. хвоя	Тенев. хвоя	Пихта	Сосна
100 %	1 : 1,02	1 : 0,58	1 : 2,00	1: 1,31
30 %	1 : 0,75	1 : 1,01	1 : 0,71	1 : 0,67

Резюмируя все сказанное о пихте можно отметить следующее:

1. Пихта обладает высокой ассимиляционной способностью световой хвои на всех ступенях освещения вплоть до максимального солнечного:

а) по использованию прямого солнечного света пихта не уступает сосне;

б) на средней ступени освещения интенсивность ассимиляции пихты значительно выше сосны.

2. Нижняя граница света, при которой ассимиляция пихты при 20° идет с положительным балансом, у теневой хвои пихты, как и у ели, ниже, чем у сосны (100 м/св.);

3. Чистая ассимиляция пихты, в противоположность ели, остается более высокой чем у сосны.

4. Среди причин высокой ассимиляционной способности пихты можно отметить лучшую по сравнению с елью и даже сосной обеспеченность ее устьицами, наличность палисадной паренхимы и большее по сравнению с другими хвойными содержание хлорофилла.

5. Световой оптимум ассимиляции у пихты, подобно ели, приходится на освещение в 30 % полного; но усиление освещения до 100 % вызывает у пихты понижение ассимиляции, тогда как у ели снижения нет, а у сосны наблюдается повышение.

Ассимиляционная способность лиственницы (Larix sibirica Ledb.)

Материал для опытов с лиственницей брался из того же питомника Контрольной семенной станции, где находились сосна и ель. Как можно было ожидать, нежная хвоя лиственницы оказалась более чувствительной к влиянию внешних факторов, чем хвоя сосны. В самом начале опытов с лиственницей на прямом солнечном свету мы столкнулись с явлением снижения ассимиляции в полуденные часы в жаркие, сухие и ясные с самого раннего утра дни.

Приведем в пример опыты, проведенные со световой хвоей лиственницы и сосны в один из таких дней 12/VII-28 г. в различные часы дня при освещении S_4 $B_{0,5}$.

Время опыта	t в ° С во время опыта	Сосна	Лиственница
10h36′ — 10h46′	21—22	4,82 *мг* CO_2	4,01 *мг* CO_2
11h42′ — 11h52′	22.2	4,30 „ „	0,72 „ „
12h20′ — 12h30′	23,0	3,70 „ „	1,00 „ „
14h12′ — 14h22′	21,0	3,33 „ „	2,84 „ „

Количества поглощенной CO_2 выражены, как обычно, в *мг* и рассчитаны на 1 ч., 1 *г*. свежего веса и исходную концентрацию CO_2.

Такое снижение ассимиляции в полуденные и следующие за ними часы отмечают у других растений многие исследователи. Так, Иогансон (1926) указывает, что ассимиляция в послеполуденные часы может достигать не более половины тех величин, которые имели место в более ранние утренние часы при тех же условиях погоды. Такое снижение ассимиляции он ставит в прямую связь со степенью закрытия устьиц, что в свою очередь зависит от водного режима растения. На это явление указывают также Ильин (1923), Стольфельт (1928) и др.

Для характеристики ассимиляционной способности лиственницы на прямом солнечном свету в табл. 7 (см. приложение) мы приводим опыты, проведенные в течение 1928—1929—1930 гг. исключительно при благоприятных условиях влажности. В этом случае лиственница по использованию максимального освещения не только не уступает сосне, но даже обнаруживает более высокую ассимиляционную способность (1 : 1,27).

Более высокая ассимиляционная способность лиственницы наблюдается и на средней ступени освещения. Здесь лиственница ассимилирует в 1,43 раза энергичнее сосны (см. приложение, табл. 8).

В опытах Любименко лиственница (*Larix europaea*) также ассимилировала сильнее сосны и на косых и на перпендикулярных лучах солнца.

По минимуму света, необходимого для начала продуктивной ассимиляции, лиственница примыкает к сосне. Компенсационный пункт ее при 20° приходится около 200 м/св, как и у сосны (см. приложение, табл. 19). Ниже этого освещения лиственница уже выделяет CO_2, а при 50 м/св. имеем, повидимому, чистое дыхание, так как выделяется CO_2 столько же, сколько в полной темноте. Если ввести поправку на дыхание, то лиственница получает в чистой ассимиляции преимущество по сравнению с сосной.

У лиственницы дыхание довольно значительно: в среднем 0,41 *мг* против 0,29 *мг* у сосны. Чистая ассимиляция лиственницы начинается с освещения выше 50 м/св.

Теневая хвоя лиственницы при сравнении ее с теневой сосной на высоких ступенях освещения дает те же соотношения, обнаруживая даже еще более высокую ассимиляционную способность, чем при сравнении световой хвои той и другой породы. На прямом солнечном свету она ассимилирует чуть не вдвое интенсивнее сосны — 1 : 1,85 (см. приложение,

ТАБЛИЦА 5

Освещение	Теневая хвоя						Световая хвоя			
	Сосна			Лиственница			Сосна		Лиственница	
	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г.	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, принят. за 100	Дыхание на 1 г.	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, принят. за 100	Кол. разл. CO_2 на 1 г: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, принят. за 100
Слабое освещ. 1% (200 м/св) .	а)—0,076 б) 0,214	— 11,0	— —	а)—0,06 б) 0,35	— 9,8	— —	— —	— —	— —	— —
Среднее освещ. 30%	1,99	102	—0,29	2,84	80	—0,41	2,22	61	3,10	70
Полное освещ. 100%	1,94	100	—	3,56	100	—	3,63	100	4,41	100

табл. 9); на рассеянном свету при сплошь облачном небе почти в $1^1/_2$ раза (1 : 1,45).

Освещение	Сосна и лиственница. Ассим. сосны = 1.	
	Светов. хвоя	Тенев. хвоя
Прямой солнечный свет 100%	1 : 1,27	1 : 1,85
Рассеянный свет 30% . .	1 : 1,43	1 : 1,45

Из приведенных в таблице 5 данных и цифр средних абсолютных величин видно, что:

1. Лиственница из всех рассмотренных нами хвойных пород обладает наиболее высокой ассимиляционной способностью: а) на прямом солнечном свету она ассимилирует выше сосны и пихты, уступая последней лишь на средней ступени освещения; б) нижняя граница света, при которой ассимиляция идет с положительным балансом, у лиственницы и сосны одинакова (200 м/св.)

2. Световой оптимум ассимиляции лиственницы, подобно сосне, приходится на полное солнечное освещение (100%).

3. Чистая ассимиляция лиственницы, несмотря на ее светолюбие, начинается при том же слабом освещении около 50 м/св как и у ели. При 100 м/св. ее ассимиляция сильнее, чем у сосны и ели, но слабее, чем у пихты.

Итоги опытов с хвойными

Подводя итоги опытам с хвойными, следует сказать, что их ассимиляция, особенно, если речь идет о чистом фотосинтезе, не вполне укладывается в ту схему, которая дана была Любименко. Обе светолюбивые породы, согласно этой схеме, лучше используют свет высокой напряженности, причем лиственница еще более, чем сосна, в согласии с ее еще резче выраженным светолюбием (см. таблицу 6). Пихта, однако, не укладывается в рамки указанной схемы, — по использованию максимального освещения она не уступает сосне, а на средней ступени даже значительно ее превосходит. По большой величине дыхания она также примыкает к светолюбивым породам.

ТАБЛИЦА 6

Относит. ассимил. способность хвойных.
Ассим. сосны = 1 при t 20° С.

Освещение	Лиственница	Сосна	Ель	Пихта
Прямой солн. свет (ок. 100%)	1,27	1,00	0,46	1,02
Рассеянн. свет $S_0 B_{10}$ (ок. 30%)	1,43	1,00	0,72	1,75
Мин. необх. для нач. продукт. ассим. (к. п.) в метросвечах	от 200 и >	от 200 и >	от 100 и >	100
Дыхание в *мг* на 1 *г* св. веса в 1 ч.	— 0,41	— 0,29	— 0,14	— 0,34

Не укладывается в эту схему и „чистая ассимиляция". Светолюбивая сосна при слабом освещении ассимилирует так же, как теневыносливая ель, а у светолюбивой лиственницы ассимиляционный аппарат на слабом свету работает даже лучше ели. Следовательно приспособление к слабому освещению достигается не столько изменением ассимиляционной способности, сколько ослаблением трат на дыхание. Не „чистая ассимиляция", а компенсационный пункт обеих светолюбивых пород лежит при освещении более высоком (около 200 м/св.), чем у теневыносливой ели и пихты (120 м/св.).

Таким образом, общим критерием светолюбия и теневыносливости всех рассмотренных нами хвойных пород является не процесс ассимиляции, как таковой, а баланс его с дыханием при слабом освещении. Чем ниже освещение, при котором у данной породы этот баланс равен 0, или дает положительные значения, тем она теневыносливее.

Отношение к сильному освещению также может служить критерием теневыносливости, если проследить на абсолютных цифрах энергию ассимиляции каждой породы в зависимости от степени освещения. В таблице 7 мы приводим средние абсолютные величины ассимиляции исследованных пород на 3 различных ступенях освещения.

ТАБЛИЦА 7

Сравнение ассимиляции у хвойных в *мг* разлож. CO_2

Освещение	I		II		III	
	Сосна	Ель	Сосна	Пихта	Сосна	Листв.
200 м/св.[1] (тен. хв. при 20°), ок. 1% полн.:						
Ассимиляция	— 0,08	0,06	(— 0,08)[2]	0,13	(— 0,08)	— 0,06
Чист. ассим.	0,21	0,20	(0,21)	0,47	(0,21)	0,35
Рассеянн. свет неба ок. 30% полного	3,06	1,65	1,97	3,40	2,22	3,10
Полное солнечное освещение 100%	3,74	1,74	2,54	2,61	3,63	4,41

[1] Искусственное освещение при электрической лампе по физиологической радиации равно приблизительно 1% полного.

[2] В скобках поставлены цифры I серии опытов.

Так как за единицу сравнения во всех опытах принималась всегда сосна, то и в этой таблице мы приводим данные попарно: средние величины соответствующих парных опытов.

Из этой таблицы видно, что величины ассимиляционной способности сами по себе отнюдь не связаны с теневыносливостью. Среди пород с высокой энергией ассимиляции мы встречаем светолюбивую лиственницу и теневыносливую пихту. Разница в ассимиляции между светолюбивыми и теневыносливыми породами обнаруживается в оптимуме освещения. Обе светолюбивые — сосна и лиственница — ассимилируют на максимальном свету значительно выше, чем на среднем, причем у сосны мы это видим в трех сериях опытов (I — сосна — ель, II — сосна — пихта, III — сосна — лиственница). Не то у теневыносливых пород. Интенсивность ассимиляции ели на обеих ступенях, примерно, одинакова, а пихта даже снижает ассимиляцию на прямом солнечном свету. Таким образом, теневыносливые породы хуже используют в целях ассимиляции прямой солнечный свет, нежели сильный рассеянный, тогда как светолюбивые ведут себя обратно. Другими словами, у светолюбивых хвойных пород световой оптимум ассимиляции приходится на полное освещение (100%), у теневыносливых он достигается уже при освещении в 30% полного. Сравнивая абсолютную ассимиляцию теневой и световой хвои сосны в зависимости от степени освещения, мы получали тот же результат (см. ст. о сосне, стр. 223). Это не значит, что теневая хвоя или теневыносливые породы не способны вообще ни при каких условиях повышать интенсивность ассимиляции с повышением света вплоть до максимального солнечного. Так, в той же статье о сосне приведены абсолютные ассимиляционные величины, из которых видно, что и теневая хвоя в оптимальных условиях влажности и температуры дала максимальную ассимиляцию на максимальном свету. На светолюбивой лиственнице в опыте на не срезанной ветке резкое повышение ассимиляции при изменении света с 30% до максимального солнечного заметно было на теневой хвое еще лучше. Все это говорит за то, что, вероятно, и теневыносливые породы обладают способностью повышать ассимиляцию с повышением света вплоть до прямого солнечного. Однако, благодаря побочным обстоятельствам, сколько-нибудь длительная максимальная интенсивность ассимиляции при максимальной интенсивности света невозможна. Действие последнего сопровождается неблагоприятными для ассимиляции условиями: высокой температурой, низкой относительной влажностью воздуха, следовательно, высоким испарением, в результате чего прикрываются устьица; кроме того, возможно, что при максимальной ассимиляции отток не поспевает за накоплением ассимилятов. В результате наступает снижение ассимиляции, а при очень длительном солнцепеке даже и прекращение ее. Разница между светолюбивыми и теневыносливыми породами заключается, повидимому, в том, что при вышеописанных условиях теневыносливые быстрее снижают ассимиляцию, в силу меньшей приспособленности к прямой инсоляции.

Этим, вероятно, объясняется что обычно для теневыносливых пород (и для теневой хвои какой-либо породы) в экологических опытах не получаем в среднем на прямом солнечном свету самых высоких ассимиляционных величин.

Заканчивая описание ассимиляционной способности хвойных древесных пород, можно сделать следующие основные выводы:

1. Ассимиляция исследованных нами светолюбивых (сосна, лиственница) и теневыносливых (ель, пихта) хвойных пород характеризуется следующими признаками:

а) относительной ассимиляционной способностью на разных ступенях освещения: по мере понижения освещения соотношение ассимиляционной способности меняется в пользу теневыносливых пород;

б) положением компенсационного пункта при 20°: нижняя граница света, выше которой ассимиляция идет с положительным балансом у светолюбивых пород вдвое выше, чем у теневыносливых (200 м/св. против 100 м/св.);

в) положением светового оптимума ассимиляции: у теневыносливых ассимиляция достигает максимальной величины при среднем освещении ок. 30% полного и далее при переходе к полному остается неизменной (ель) или даже несколько понижается (пихта); у светолюбивых пород максимальная величина ассимиляции достигается лишь при полном солнечном освещении.

2) Величина ассимиляционной способности, оцениваемая по интенсивности (нергии) ассимиляции на всех ступенях освещения, не зависит от их светолюбия и теневыносливости. Среди теневыносливых, как среди светолюбивых, могут быть породы с высокой и низкой ассимиляционной способностью.

Глава II. Ассимиляционная способность лиственных пород

К постановке опытов. На опытном участке Кабинета анатомии и физиологии растений и вблизи его мы имели следующие достаточно распространенные у нас породы: березу, дуб, иву в качестве представителей светолюбивых пород, и липу, вяз, клен, как представителей пород теневыносливых.

Располагая материал попарно, мы имели три пары светолюбивых и теневыносливых пород: 1) березу и липу, 2) дуб и вяз и 3) иву и клен. Первую пару мы наметили как основную для изучения специфических различий ассимиляционной способности светолюбивых и теневыносливых пород на различных ступенях освещения: обе породы, наиболее распространенные и свойственные нашему климату, являются по признанию лесоводов наиболее яркими примерами светолюбия и теневыносливости. Остальные исследовались в дополнение для проверки полученных на березе и липе соотношений. Однако только этим способом мы не могли бы сравнивать работу ассимиляционного аппарата всех изучаемых нами древесных пород между собою. Поэтому другой задачей нашей было провести ряд опытов, в которых одна какая-нибудь порода служила бы единицей сравнения. Такой породой служила нам береза. Оба эти способа постановки опытов мы применяли для характеристики ассимиляционной способности светолюбивых и теневыносливых пород на высшей и средней ступенях освещения.

Опыты при минимальном освещении (300—50 м/св.) по определению компенсационного пункта лиственных ставились всегда попарно — для светолюбивой и теневыносливой породы одновременно. Условия освещения (электрическая лампочка в 50 свечей), температура (20° С), продолжительность опытов (20 мин.), время от момента срезания листьев до начала опыта (20 мин.) и условия хранения их в течение этого периода времени (во влажной атмосфере, на рассеянном свету) во всех опытах по определению компенсационного пункта соблюдались в достаточной мере строго одинаковые. В силу этого данные этих опытов были сравнимы между собою. Тщательность в постановке этих опытов была необходима еще и потому, что разница в концентрации CO_2 до и после опыта при интенсивности света, близкой к положению компенсационного пункта, была очень мала.

Применение метода инфильтрации. При описании опытов с хвойными было уже указано на явление снижения ассимиляции в дневные часы в жаркие, солнечные дни. Наиболее резкое снижение ассимиляции мы наблюдали у лиственницы, что вполне понятно при тонком и нежном строении ее листа. Тем более можно было опасаться у лиственных пород большей чувствительности ассимиляционного аппарата (и в первую очередь устьичного аппарата) к неблагоприятным условиям внешней среды. В работе

с лиственными мы имели в руках быстрый, удобный и в достаточной мере отчетливый метод определения состояния устьиц — метод инфильтрации Молиша (Molisch, 1912).

Возможность успешного применения метода инфильтрации к листьям изучаемых нами древесных пород вызывала сомнение, в виду их гетеробарического строения. Исследования Негера (Neger, 1918) показали, что этот тип строения свойствен листьям почти всех древесных пород. Поэтому применение метода инфильтрации к изучаемым нами древесным породам было проверено до начала опытов. Проверка заключалась в сравнении показаний, получаемых методом инфильтрации, с действительным состоянием устьиц, наблюдаемых непосредственно в микроскоп. Последнее было осуществимо на более прозрачных молодых листьях. Для этого задолго до естественного распускания почек на деревьях нами были срезаны ветки с тех экземпляров деревьев, которые были намечены к изучению, и помещены в лаборатории, в тепличке между окнами, при t 15—20°. К концу апреля мы уже имели молодые листья березы, липы, клена, вяза, ивы и, наконец, дуба. Наблюдения производились сначала на этих листьях и продолжались все время по мере их развития до середины мая. Затем были повторены на молодых листьях в период их развития на деревьях. В качестве инфильтрирующей жидкости мы пользовались ксилолом, — одной из наиболее быстро проникающих жидкостей и в то же время испаряющихся не так быстро, как например эфир, что составляет преимущество в работе летом, в жару и на ветру.

На молодых листьях почти до конца их развития можно было видеть в микроскопе на сильном диффузном свету степень раскрытия устьиц. Во всех наблюдениях мы получили полную согласованность показаний метода инфильтрации с действительным состоянием устьиц, наблюдаемых под микроскопом. Инфильтрация была неясна лишь в том случае, когда устьица были едва приоткрыты. В том же случае, когда устьица были широко раскрыты, инфильтрация наступала быстро и отчетливо у всех листьев. Мы не применяли шкалы для количественной оценки степени раскрытия устьиц, а ограничились лишь качественной оценкой. Нам важно было брать в опыт листья лишь с широко раскрытыми устьицами и, если инфильтрация шла недостаточно быстро и отчетливо, лист уже не брался для опыта. Кроме того, необходимо было быстро ориентироваться в состоянии устьиц, чтобы не затягивать начало опыта. Метод инфильтрации удовлетворял всем этим требованиям и оказался вполне применим к листьям исследуемых нами пород. При помощи его мы определяли состояние устьиц как до, так и после опыта.

Применение влажной атмосферы. Как и в работе с хвойными, веточки срезались под водой обычно непосредственно перед опытом и далее до конца опыта получали воду. Но в работе с лиственными мы применяли еще одну меру для обеспечения оптимальных условий влажности. Листья, тотчас после срезания, помещались во влажную атмосферу, где и находились до начала опыта. Опыт показал, что применение влажной атмосферы значительно удлиняет период раскрытия устьиц в сухое время у срезанных листьев даже такого капризного дерева, как дуб. О чувствительности устьичного аппарата дуба к неблагоприятным условиям водного режима нам было известно и раньше. Так в ориентировочных опытах летом 1927 г. в особенно сухой период нам ни разу не удалось обнаружить ассимиляции листьев дуба на прямом солнечном свету в ясные с утра дни. Летом 1930 года., — в общем благоприятном по количеству выпавших осадков, — в течение наступившего в июне периода ясной и сухой погоды листья дуба снизили ассимиляцию гораздо резче других пород. Опыты с дубом и липой (см. таблицу 8), проведенные в различные часы в жаркий, сухой, солнечный день (при незначительном количестве осадков втечение июня), показали, что в то время как липа продолжала ассимилировать и в этих

ТАБЛИЦА 8

Ассимиляция дуба и липы в разл. часы (при неблагопр. условиях)

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в °С в течение опыта: Снаружи	в колбах	Относительн. влажн. в %: 7h	13h	Состояние неба: солнце S облачность B	Конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Количество поглощенной или выделенной CO_2, в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: На 1 *г* св. веса Липа	Дуб	На 50 *см*² Липа	Дуб
1930 21.VI	Липа / Дуб свет.	9h27′- 9h37′ / 9h30′- 9h40′	23—22	23—22	63	50	S_{4-3} B_4 CiSt CiCu	0,50	5,56	0,00	3,06	0,00
»	Липа / Дуб свет.	10h12′-10h22′ / 10h16′-10h26′	24,0	24—23	»	»	S_{4-3} B_3 CiSt	»	3,62	—0,32	2,00	—0,22
»	Липа / Дуб свет.	11h 7′-11h13′ / 11h 4′-11h10′	26—24	25—24	»	»	S_{4-1} B_5 CiSt Cu	»	2,02	—0,48	1,23	—0,31
22.VI	Липа / Дуб свет.	8h27′- 8h35′ / 8h25′- 8h33′	20,5	20,5	70	43	S_4 B_2 Cu	0,505	6,28	1,78	3,60	1,37

условиях довольно интенсивно, хотя и снижая ассимиляцию по мере приближения к полудню, дуб ассимилировал лишь в $8^1/_2$ час. утра, в $9^1/_2$ ассимиляция прекратилась, а в 10 и 11 час. утра преобладало выделение CO_2 [1].

Чтобы выяснить продолжительность раскрытия устьиц в зависимости от способов срезания и дальнейшего содержания листа до начала опыта, в ясный сухой (отн. влажность в 4 час. утра и в 1 час дня — 55 и 35%) день при 20° в тени, был поставлен следующий опыт с листьями дуба. Было срезано одновременно 3 листа:

1) один срезался в воздухе и затем опускался срезом в воду,

2) другой срезался под водой и все время держался черенком в воде,

3) третий срезался и держался в воде, как и второй, но кроме того тотчас после срезания помещался во влажную атмосферу.

Листья были срезаны в 13h55′ и поставлены на рассеянном свету на окне лабораторного домика. Пробы на состояние устьиц производились каждые 2—3 минуты. Результаты получились следующие:

Первый лист — через 7 мин. уже совершенно не инфильтрировался.

Второй лист — через 10 мин. инфильтрировался слабо, а через 20 мин. едва инфильтрировался, однако в течение еще 30 мин. не закрывал устьиц вполне.

Третий лист — прекрасно инфильтрировался все время, даже будучи затем выставлен на солнце на 10 мин.

Таким образом, применение влажной атмосферы в опытах с лиственными создавало благоприятные условия для ассимиляции.

Расчет ассимиляционных величин. При расчете ассимиляционных величин мы пользовались, как единицей сравнения, и поверхностью и свежим весом листа. Оба способа дополняли друг друга, характеризуя различные стороны процесса. Расчет на поверхность листа, — обычную единицу сравнения ассимиляции плоских листьев, — характеризует работу массы листа, приходящейся на единицу поверхности. При различной толщине листа эти массы могут быть очень различны. Этот способ перечисления имеет особое значение, напр., при сравнении листьев на использование падающей на единицу поверхности солнечной энергии. Однако он не всегда характеризует работу листа. Если нам нужно сравнить работу единицы клеточной массы у разных листьев, в этом

[1] Однако, дыхание листа дуба в темноте было значительно выше; так 8/VI при t 22° в 10h30′ оно составляло 1,46 *мг* CO_2 на 1 *г* свежего веса и 0,74 на 50 *см*². Повидимому ассимиляция все же происходила.

случае правильнее вести расчет на его свежий вес. Пользуясь в этом случае расчетом на поверхность, мы можем признать два листа одинаковыми по работе, хотя в действительности их ткани работают совершенно различно — у тонкого сильнее, чем у толстого.

Для того, чтобы судить, насколько различна толщина листьев у исследованных нами пород, в нижеследующей табличке приведены точные данные толщины листьев, — как световых, так и теневых. Измерения производились микрометрическим толстомером. Приведенные в табличке цифры выведены на основании большого числа измерений листьев в различных частях листовой пластинки и выражены в *мм*.

	Ива	Дуб	Береза	Липа	Вяз	Клен
Световые листья . . .	0,275	0,21	0,20	0,21	0,19	0,15
Колебания .	0,27 — 0,38	0,195 — 0,22	0,195 — 0,21	0,20 — 0,22	0,185—0,195	0,145—0,155
Теневые листья . . .	0,24	0,17	0,18	0,15	—	0,125
Колебания .	0,235 — 0,245	0,155 — 0,18	0,175 — 0,19	0,135 — 0,16	—	0,12 — 0,13

Из цифр видно, что ива имеет толщину выше, а клен ниже средней в нашем ряду и что наибольшая разница в толщине светового и теневого листа имеется у липы. Кроме толщины листовых пластинок, небезынтересно привести еще соотношения свежего веса листьев и их поверхности, в которых поверхность взята за единицу. Эта величина показывает вес живой массы в граммах, приходящейся на единицу поверхности (100 $см^2$) у различных листьев.

Световые листья	Ива	Дуб	Береза	Липа	Вяз	Клен
В среднем из 8—16 определений . . .	2,27	1,66	1,32	1,18	1,57	1,08

Из таблички видно, что у ивы на единицу поверхности листа приходится вдвое (и даже слишком) больше живой массы ткани, чем у клена. Что касается остальных, то при одинаковой толщине пластинки наблюдается различие, наиболее заметное, напр. у дуба и липы: при одной и той же толщине листа в 0,21 *мм* вес живой массы на единицу поверхности дуба (100 $см^2$), вероятно, благодаря большому количеству механических элементов, составляет 1,66 *г*, а у липы всего лишь 1,18. В этом отношении лист вяза стоит ближе к листу дуба, а лист липы к листу березы. Из приведенных данных видно, что для полной характеристики работы листа совершенно необходимо производить расчет ассимиляции не только на поверхность, но также и на его свежий вес, как это и делает Вильштеттер (Willstätter, 1918) в своей классической работе над ассимиляцией [1].

Пересчет на сырой вес говорит о работе в среднем всей массы листа в целом. Для определения работы активной части этой массы Любименко, а затем Вильштеттер перечисляют на единицу веса хлорофилла. Почти для всех исследованных нами пород Любименко (1916) дал количества хлорофилла в единицах свежего веса. А именно, у пород, служив-

[1] Для дыхания следует решительно предпочесть пересчет на сырой вес, так как дыхание есть прежде всего функция массы тканей.

ших нам в опыте, имеются, согласно его определениям, следующие количества хлорофилла на 1 *кг* сырых листьев:

Хвойные

Pinus silvestris	1,13 *г*
Picea excelsa	1,20 „
Larix sibirica	1,30 „
Abies sibirica	1,75 „

Лиственные

Betula alba (*verrucosa*)	2,40 *г*
Ulmus effusa	2,31 „
Tilia parvifolia	2,80 „
Quercus pedunculata	2,77 „
Acer platanoides (светов.)	2,66 „
Salix aurita	3,40 } 2,70 *г*
Salix repens	1,80 }

Как уже было указано, сырой вес хвои различных хвойных имеет приблизительно одинаковое содержание хлорофилла за исключением пихты, содержащей его раза в полтора больше. У лиственных его в 2 раза больше, чем у хвойных, но и здесь в пределах самой группы содержание хлорофилла колеблется в небольших пределах, от 2,31 *г* до 2,80 *г*. Только для листьев нашего вида ивы (*S. fragilis*) нет указаний относительно содержания хлорофилла. Указанные же Любименко виды ив слишком разнятся в этом отношении друг от друга, чтобы можно было применить к нашему виду среднюю (2,66) из них. Таким образом, для всех пород, кроме ивы, можно пользоваться этими величинами для перечисления на них ассимиляции. Заранее уже можно сказать, что в пределах каждой группы в отдельности это перечисление должно дать для всех пород по существу (за исключением пихты) тот же результат, который мы получаем при перечислении на свежий вес.

Ассимиляция и возраст дерева. На хвойных (сосна), определяя работу хвои в зависимости от возраста дерева, мы пришли к необходимости при выборе материала для сравнения обращать внимание на его возраст. Из лиственных мы могли провести соответствующие опыты на дубе, пользуясь тем, что вблизи участка Кабинета физиологии растений имеются дубы 43-л. и 16-л. возраста (по происхождению из Ленинградск. окр.). Кроме того, на самом участке имелись однолетние дубки из жолудей бывш. Тульской и Воронежской губ., а в питомнике — 16-л. дубки из тех же мест. Опыты с листьями дубов 43-л. и 16-л. возраста, проведенные на прямом солнечном свету, в июне — июле, — период преимущественно сухой, — дают пониженные ассимиляционные величины. Лишь в августе, после обильных дождей, при высокой относительной влажности воздуха, на очень сильном рассеянном свету, получены очень высокие ассимиляционные величины. Но, независимо от абсолютной величины ассимиляции, во всех без исключения опытах 16-л. дубки обнаруживают более высокую ассимиляционную способность при обоих способах расчета величин (см. приложение, табл. 21). Если исключить опыты (12 и 17/VII) с резко пониженной ассимиляцией, то получим, что лист 16-л. дуба ассимилирует в среднем почти в полтора раза интенсивнее листа 43-л. дуба при расчете на свежий вес и в 1,25 раза больше при расчете на поверхность. Правда, разница в ассимиляционной способности 43-л. и 16-л. дубов не так велика как это было в опытах с сосной (там молодые ассимилировали вдвое больше), но и разница в возрасте сравниваемых деревьев значительно меньше, чем была в опытах с сосной. Там мы сравнивали ассимиляцию 12-л. и 80-л. сосен.

При сравнении листьев 16-л. дубков с однолетними оказалось, что последние ассимилируют несколько слабее. Это наблюдалось, как на прямом солнечном свету, так и на рассеянном при сплошь облачном небе. При этом разница в ассимиляции 16-л. и однолетних дубков проявилась, главным образом, на дубках тульского происхождения. Воронежские дубки,— 16-л. и 1-л.— ассимилировали почти одинаково.

Таким образом, первый год роста характеризуется как бы неполной работой ассимиляционного аппарата [1]. В какой степени это свойственно другим породам и когда наступает оптимум его развития — могут решить только дальнейшие, специально посвященные этому исследования. Мы только отмечаем, что при выборе материала для сравнения у лиственных, так же как и хвойных, необходимо считаться с возрастом дерева. Что же касается несколько более интенсивной ассимиляции 16-л. дубков тульского происхождения по сравнению с воронежскими, то это, повидимому, надо отнести за счет несколько лучшего развития их, вследствие роста на несколько лучшей почве.

Что почва, действительно, влияет на ассимиляцию дуба, показывают опыты, приведенные в нижеследующей таблице.

Влияние почвенного удобрения на ассимиляцию дуба
(одновозрастные деревья—16 л.)

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта.	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 и 1 *г* свежего веса		Соотнош. ассимил. величин Неудобр. = 1	Кол. погл. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 $м^2$		Соотнош. ассимиляц. величин Неудобр. = 1
			Удобр.	Неудобр.		Удобр.	Неудобр.	
1927 г. 22/VIII	Удобр.	$12^h21'$—$12^h36'$	3,88			3,36		
	Неудобр.	$12^h22'$—$12^h37'$		3,24	1 : 1,20		1,94	1:1,73
"	Удобр.	$12^h24'$—$12^h39'$	2,71			2,34		
	Неудобр.	$12^h25'$—$12^h40'$		2,28	1 : 1,19		1,60	1:1,46

Примечание. Опыты проведены при t 18—19° С.

Таблица показывает значительное (от 20 до 73%) увеличение ассимиляционной способности в листьях дуба, развивавшегося все время роста на удобренной почве. При этом увеличение на поверхность значительно больше (46—73% вместо 20%), чем на вес, вероятно, вследствие более мощного развития листа в толщину.

Световые и теневые листья. Соотношение ассимиляционной способности светового и теневого листа в зависимости от степени освещения мы выяснили в опытах с липой, березой, дубом и вязом. Так как сомнение могло возникнуть лишь относительно работы теневого листа при освещении более или менее высокой интенсивности, то опыты эти и были проведены на рассеянном свету (30%) и прямом солнечном (ок. 100%). Как видно из нижеприведенной таблицы, чем резче выражена разница между световым и теневым типом листа (см.стр. 25), тем больше расходятся величины относительной ассимиляции их в зависимости от пересчета.

Так, напр., теневой лист липы, при расчете на свежий вес, даже на прямом солнечном свету ассимилирует наравне со световым (1 : 1,01), а на рассеянном свету заметно превосходит его (1 : 0,75). При расчете же на поверхность теневой ассимилирует наравне со световым на рассеянном свету

[1] На недоразвитие листьев в очень молодом возрасте уже указывал Шрамм (Schramm, 1912).

Отношение ассимиляции световых и теневых листьев лиственных пород при различном освещении

Ассимиляция тенев. листа для каждой породы = 1.

Освещение	Липа		Береза		Дуб		Вяз	
	Пересч. на:		Пересч. на:		Пересч. на:		Пересч. на:	
	1 *г* св. вес	50 *см*²	1 *г* св. вес	50 *см*²	1 *г* св. вес	50 *см*²	1 *г* св. вес	50 *см*²
Прямое солнечное — 100% . . .	1 : 1,01	1 : 1,52	1 : 1,17	1 : 1,22	1 : 1,92	1 : 2,08	1 : 1,42	1 : 1,66
Рассеянный свет — 30% . . .	1 : 0,75	1 : 1,01	1 : 0,92	1 : 1,05	1 : 1,10	1 : 1,47	1 : 1,09	1 : 1,51

(1 : 1,01), но значительно отстает на прямом солнечном свету (1 : 1,52). У березы, наоборот, почти нет разницы в зависимости от способа пересчета, в связи с наименьшей пластичностью анатомического строения ее листа. Поэтому при расчете на поверхность теневой лист березы на прямом солнечном свету выделяется среди других пород своей относительно высокой ассимиляционной способностью (1 : 1,22). Но, во всяком случае, при расчете на поверхность теневой лист, как березы, так и липы ассимилирует слабее светового на прямом солнечном свету и почти одинаково с ним на рассеянном. У дуба и вяза, как на прямом солнечном свету, так и на рассеянном, при любом способе пересчета, теневые листья отстают от световых, притом в 1-м случае более значительно. Таким образом, на лиственных породах мы видим в общем тот же характер соотношений ассимиляционной способности светового и теневого листа в зависимости от света, что и на хвойных. Теневые листья ассимилируют в среднем слабее световых на прямом солнечном свету и выравниваются с ними с понижением освещения до 30% полного.

Сравнение ассимиляции березы и липы

Во всех опытах с березой материалом служили листья молодого 15-л. дерева. Листья больших берез были нам недоступны, ввиду высокоподнятых крон. В опытах с теневыми листьями липы и березы мы пользовались одновозрастными деревьями (15 л.). Световые листья липы приходилось брать с дерева несколько более старого за неимением светового экземпляра липы соответствующего возраста. Обе породы обнаруживают высокую ассимиляционную способность, как теневых, так и световых листьев на прямом солнечном свету, причем замечательно, что тенелюбивая липа лишь немного отстает от светолюбивой березы (см. приложение, табл. 10).

В среднем из 10 опытов соотношение ассимиляционной способности березы и липы при расчете на поверхность составляет — 1 : 0,80, если ассимиляцию березы принять за единицу; и 1 : 0,90 при расчете на свежий вес. Все опыты проведены были при благоприятных в общем условиях водного режима и дают довольно ровный ряд соотношений, характеризующих ассимиляционную способность березы и липы. Последний опыт 29/VIII показывает максимум ассимиляционной способности, так как условия его были исключительно благоприятны. После периода обильных дождей с 21 по 25/VIII (выпало всего 73,6 *мм* осадков, причем за один день 24/VIII выпало 60,6 *мм*) и пасмурной погоды с 26 по 29/VIII, наступили затем ясные теплые дни. Полученное в этом опыте соотношение ассимиляции пород (1 : 0,78) совершенно то же, что и вышеуказанное среднее из 10 опытов (1 : 0,80). Абсолютные величины ассимиляции березы и липы получены очень высокие. Если Костычев и сотрудники (1928) получали для березы

(*Betula pubescens*) максимальную величину ассимиляции в 9,8 *мг* в 1 ч. на 1 *дм*^{2}, а Бойзен-Иенсен и Мюллер (Boysen-Iensen u. Müller 1929), проверявшие опыты Костычева, получили всего лишь 2,82 *мг* на 50 *см*^{2} или 5,64 *мг* на 1 *дм*^{2} (*Betula verrucosa*), то в наших опытах мы имеем цифры значительно большие. Максимальная величина, полученная для березы в оп. 29/VIII, составляет 9,62 *мг* CO_2 на 50 *см*^{2} или 19,24 *мг* на 1 *дм*^{2}, т. е. почти вдвое больше против максимальной величины Костычева (9,8).

В среднем из всех наших опытов абсолютная ассимиляция березы (12,40 *мг*) также выше максимальных величин Костычева, и если даже отказаться от поправки на падение CO_2 в колбе (пересчета на исх. конц. CO_2; см. методику l.c.), то средняя наша цифра, характеризующая ассимиляционную способность березы на прямом солнечном свету, остается и в этом случае более высокой: 10,08 *мг* на 1 *дм*^{2}.

Как и следовало ожидать в связи с теневыносливостью липы, соотношение ассимиляционной способности березы и липы на средней ступени освещения (ок. 30%) меняется в пользу липы. Здесь липа ассимилирует наравне с березой (см. приложение, табл. 11).

Несколько ориентировочных опытов на высокой и средней ступенях освещения с теневыми листьями березы и липы не вносят изменений в результаты, полученные на световых листьях. Как видно из нижеприведенной таблицы, наблюдается то же отставание липы на прямом солнечном свету и выравнивание ее с березой на рассеянном.

Ассимиляционная способность теневых листьев березы и липы

Ассим. березы = 1

Освещение	Свежий вес	Поверхность
100%	1 : 0,98	1 : 0,64
30%	1 : 1,33	1 : 1,02

Как уже выше указывалось, опыты при минимальном освещении, по определению компенсационного пункта, ставились при искусственном освещении одновременно с обеими породами при следующих степенях освещения: 1) 312 м/св., 2) 200 м/св., 3) 102 м/св. и 4) 50 м/св. Кроме того, параллельно ставился опыт на дыхание обеих пород. Указанные степени освещения мы получали, меняя расстояние опытного материала от источника света (50 м/св.). Чтобы не растягивать опытов на большой период времени и опять-таки в целях равенства условий, мы поступали следующим образом: для каждого очередного опыта на следующей ступени освещения материал заготовлялся за 10—15 минут до окончания предыдущего; срезанные листья выдерживались в течение 20 минут до начала опыта во влажной атмосфере на рассеянном свету (ок. 10% полного) в целях выравнивания состояния устьиц. При такой „конвейерной" системе проведение полной серии опытов (5 парных опытов: при всех 4 ступенях освещения и на дыхание) занимало около $2^1/_2$ часов, а так как большею частью мы ограничивались 4 парн. опытами (при 3 степенях освещения и дыхание), то вся серия опытов умещалась примерно в 2-час. промежуток времени.

В таблице 20 (см. приложение) приведены результаты, полученные для березы и липы на разных степенях слабого освещения. Из этих данных отчетливо видна разница в работе ассимиляционного аппарата светолюбивой и теневыносливой породы на низких ступенях освещения. Во всех без исключения опытах при освещении в 300 и 200 м/св. липа ассимилирует

гораздо энергичнее березы. Даже при расчете на поверхность интенсивность ассимиляции листа липы в среднем в три раза выше ассимиляции листа березы, а при расчете на свежий вес соотношение еще резче меняется в пользу липы, которая ассимилирует здесь в среднем в 4 раза энергичнее березы. Далее при 100 м/св. береза уже выделяет CO_2, в то время как липа ассимилирует еще настолько интенсивно, что в среднем дает величину, заметно бо́льшую, чем давала береза при освещении вдвое и втрое более высоком. И даже при 50 м/св. липа еще способна ассимилировать с положительным балансом, правда, уже настолько слабо, что ассимиляция едва покрывает затраты на дыхание, очень слабое у этой породы.

Из приведенных опытов видна также разница в положении компенсационного пункта светолюбивой и теневыносливой породы: у березы компенсационный пункт падает на освещение примерно в 150 м/св., у липы при 50 м/св. и даже несколько ниже. Другими словами, минимальное освещение, необходимое для начала продуктивной ассимиляции теневыносливой липы, в три раза меньше, чем для светолюбивой породы — березы. Таким образом, по своей способности использовать минимальное освещение липа заходит дальше всех исследованных нами древесных пород; зависит это от двух причин: от дыхания, у нее более слабого, чем у других исследованных нами лиственных пород, и от более сильной ассимиляционной способности. Поэтому компенсационный пункт ее спускается ниже 50 м/св., тогда как самые теневыносливые из хвойных, — пихта и ель — требовали для компенсационного пункта освещения не менее 100 м/св. Однако и способность березы использовать минимальное освещение довольно высока; компенсационный пункт ее 150 м/св., тогда как светолюбивые сосна и лиственница требовали для положения своего компенсационного пункта освещения не менее, чем в 200 м/св.

Из приводимой ниже таблицы 9 (абсолютных ассимил. величин в *мг*) видно, что на других более высоких ступенях освещения разница ассимиляции березы и липы гораздо меньше. Обе породы обладают высокой ассимиляционной способностью: несмотря на принадлежность к разным типам по теневыносливости, обе породы повышают энергию ассимиляции вплоть до прямого солнечного.

ТАБЛИ

Освещение	Опытный материал	На г свежего веса					
		Береза			Липа		
		Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. асс.	Отношен. к полн., принят. за 100	Дыхание	Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. асс.	Отношен. к полн., принят. за 100	Дыхание
Слабое освещение 1% 200 м/св.	Теневые листья	а) 0,18 б) 0,78	1,9 8,3	— 0,60	а) 0,69 б) 1,07	8,3 12,8	— 0,38
Среднее освещ. 30%	Световые листья	5,99	64		6,30	76	
Полное освещ. 100%	„ „	9,36	100		8,34	100	

Таким образом, оптимальным освещением для обеих пород следует считать полное солнечное освещение, хотя по теневыносливости они и относятся к разным типам. Однако, эта разница все же и здесь сказывается в том, что при переходе от 30% освещения к 100% береза повышает ассимиляцию в среднем в 1,6 раза, тогда как липа реагирует на усиление света несколько слабее, повышая ассимиляцию всего лишь в 1,3 раза.

Итак, более существенная разница между обеими породами обнаруживается в относительной ассимиляционной способности на разных ступенях освещения; по мере понижения освещения соотношение ассимиляционной способности меняется в пользу липы — на прямом солнечном свету липа несколько отстает от березы (1 : 0,90 на вес и 1 : 0,80 на поверхность), на средней ступени выравнивается с нею и лучше ее использует свет минимальной интенсивности (200 м/св. и ниже); при этом чистая ассимиляция у липы остается все же выше, чем у березы (особенно при расчете на свежий вес), несмотря на то, что дыхание у липы вдвое слабее.

Сравнение ассимиляции ивы и клена (Salix fragilis L. и Acer platanoides L.)

Обратимся к опытам, в которых в качестве светолюбивой породы нам служила ива, а в качестве теневыносливой — клен. Оба дерева, взятые нами для опытов, в возрасте одинаковом с березой.

В опытах на прямом солнечном свету мы видим резкую разницу в ассимиляционной способности этих двух пород, гораздо более резко выраженную, чем это было при сравнении березы и липы. Так, клен в среднем (соотношения ассимиляционных величин во всех опытах очень ровные; см. приложение, табл. 12) ассимилирует в три раза слабее ивы при расчете на поверхность. Так как лист ивы чуть не вдвое толще листа клена (см. выше стр. 25 данные по толщине листа), то расчет на поверхность не дает правильного понятия об относительной ассимиляционной способности единицы клеточной массы в листьях той и другой породы. Однако, и при расчете на свежий вес клен в достаточной степени резко отстает от ивы: интенсивность ассимиляции клена в $1^1/_2$ раза слабее ивы. Как видно из абсолютных цифр, ива обладает высокой ассимиляционной способностью на прямом солнечном свету. В опытах, проведенных, в общем, при благоприятных условиях водного режима, ива по интенсивности ассимиляции на прямом солнечном свету приближается к березе. Но в оп. 29/VIII, прошедшем при исключительно благоприятных условиях (о котором говорилось выше), ива дает чрезвычайно высокую величину в 16,59 на 1 *г* свежего веса и 20,00 *мг* CO_2 на 50 $см^2$, оставляя березу позади. Такая высокая ассимиля-

Ц А 9

На 50 $см^2$					
Береза			Липа		
Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. асс.	Отнош. к полн., принят. за 100	Дыхание	Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. асс.	Отнош. к полн., принят. за 100	Дыхание
а) 0,11 б) 0,44	1,8 7,1	— 0,33	а) 0,30 б) 0,47	6,2 9,7	— 0,17
3,82 6,20	62 100		3,72 4,83	77 100	

ционная способность ивы на прямом солнечном свету характерна для нее, как породы, крайне быстро растущей и светолюбивой.

На рассеянном свету при сплошь облачном небе проведено лишь 3 опыта (см. приложение, табл. 12), но все они довольно показательны. Втечение 1-го опыта (29/VI) рассеянный свет был особенно сильным (облака не густые), — в результате оба листа ассимилируют очень энергично и соотношение ассимиляционных величин примерно то же, что и при максималь-

ном освещении. Но другие два опыта при освещении более слабом (очень пасмурно, дождь) дают уже совершенно иное соотношение. Абсолютные величины ассимиляции здесь гораздо ниже, но соотношение меняется резко в пользу клена: при пересчете на поверхность клен ассимилирует наравне с ивой, а на свежий вес вдвое интенсивнее ее. Таким образом, в среднем и на этой ступени освещения перерасчет на вес выявляет большую теневыносливость клена в работе ассимиляционного аппарата. Как видно из нижеприведенной таблицы 10, обе породы ведут себя резко различно при перехо-

ТАБЛИ

Освещение	Опытный материал	На 1 *г* свежего веса					
		Ива			Клен		
		Разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. ассим.	Отношен. к полн., принят. за 100	Дыхание	Разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. ассим.	Отношен. к полн., принят. за 100	Дыхание
Слабое освещение 1% 200 м/св.	Теневые листья	а) 0,03 б) 0,47	0,4 5,9	— 0,44	а) 0,54 б) 0,96	10,4 18,5	— 0,42
Среднее освещ. 30% .	Световые листья	4,16	52		4,86	94	
Полное освещ. 100%.	„	7,98	100		5,18	100	

де от среднего освещения к полному: в то время как ива резко повышает ассимиляцию, у клена она остается почти неизменной. Таким образом, световой оптимум ассимиляции клена, как и у теневыносливых хвойных древесных пород, достигается уже при освещении около 30% полного.

При минимальном освещении та же четкая разница. При 200 и 100 м/св. (см. приложение, табл. 20) клен ассимилирует еще достаточно определенно и компенсационный пункт его лежит, повидимому, при освещении близком к 50 м/св., как и у липы. Компенсационный пункт ивы мы видим уже при 200 м/св, а при 100 — заметное выделение CO_2. Если сравнить обе породы по чистой ассимиляции, то соотношение, в общем, сохраняется то же самое. Она остается у клена более высокой при расчете на свежий вес и выравнивается лишь при расчете на поверхность. Дыхание на единицу сырого веса различается мало у той и другой породы. Следовательно, единственной причиной лучшего использования слабого света кленом является (в отличие от липы) его повышенная ассимиляционная способность при этом освещении.

Сравнение ассимиляции дуба и вяза (Quercus pedunculata Ehrh. и Ulmus effusa W.)

Дуб характеризуется лесоводами, как порода „более или менее светолюбивая", вяз, как несколько более светолюбивая, чем клен, но все же настолько теневыносливая, что выносит отенение дуба и ясеня, наряду с кленом и липой (Морозов Г. Ф., 1928). Для опытов в нашем распоряжении были одновозрастные, рядом растущие деревья. Несмотря на трудность работы со срезанными листьями дуба на прямом солнечном свету, ввиду крайней чувствительности их устьичного аппарата, нам удалось провести опыты с дубом и вязом и на этой ступени освещения. Полученное среднее соотношение их ассимиляционной способности показывает, что вяз ассимилирует на прямом солнечном свету почти в полтора раза слабее дуба (см. приложение, табл. 13). Опыт 29/VII и здесь дает максимальные цифры. Абсолютная величина ассимиляции дуба, при этих

исключительно благоприятных условиях, достигает очень высокой цифры в 7,03 *мг* на 50 *см*² и 9,14 *мг* на 1 *г* свежего веса, но отношение ассимиляционной способности дуба и вяза в этом опыте то же, что и в среднем из всех опытов. Не меняется оно и в зависимости от способов расчета.

На средней ступени освещения ассимиляционная способность вяза уже заметно выше, нежели у дуба (см. приложение, табл. 13). Опыт с теневыми листьями, проведенный на той же ступени, подтверждает полученный результат.

Ц А 9

На 50 *см*²					
И в а			К л е н		
Разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. ассим.	Отнош. к полн., принят. за 100	Дыхание	Разл. CO_2 в *мг*: а) ассимил., б) чист. ассим.	Отнош. к полн., принят. за 100	Дыхание
а) 0,03 б) 0,48	0,3 5,1	— 0,45	а) 0,23 б) 0,42	8,4 15,3	— 0,19
4,85 9,38	52 100		2,63 2,75	96 100	

При минимальном освещении удалось провести лишь ориентировочные опыты (см. приложение, табл. 20), в которых намечается то же соотношение, что мы видели на других светолюбивых и теневыносливых породах. Дуб при 100 м/св. и даже при 200 м/св. выделяет CO_2, вяз при 200 м/св.— еще ассимилирует и только при 100 м/св. повидимому лежит его компенсационный пункт. У нас, конечно, слишком мало данных для каких-либо окончательных выводов для этих двух пород, но в них мы находим еще раз подтверждение тому, что теневыносливые породы требуют для начала ассимиляции с положительным балансом более слабого света и могут использовать его продуктивнее, чем светолюбивые. Приведенные в нижеследующей таблице 11 абсолютные цифры показывают, что при сравнении ассимиляционной способности дуба и вяза последний проявляет себя как еще более теневыносливая порода, чем клен, при сравнении его с ивой. У вяза, как и у клена, световой оптимум ассимиляции приходится на 30%

ТАБЛИЦА 11

Освещение	Опытный материал	На 1 *г* свежего веса						На 50 *см*²					
		Дуб			Вяз			Дуб			Вяз		
		Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, прин. за 100	Дыхание	Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, прин. за 100	Дыхание	Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, прин. за 100	Дыхание	Кол. разл. CO_2 в *мг*: а) ассим., б) чист. ассим.	Отношение к полному, прин. за 100	Дыхание
Сл. осв. 1% 200 м св.	Тен. лист	а)—0,12 б) 0,59	14,3	—0,71	а) 0,19 б) 0,85	7,2 32,2	—0,66	а)—0,09 б) 0,44	13,3	—0,53	а) 0,12 б) 0,54	5,8 26,2	—0,42
Средн. осв. 30%	свет.	2,49	60		3,38	128		2,12	64		2,64	128	
Полное осв. 100%	лист	4,12	100		2,64	100		3,31	100		2,06	100	

полного освещения; но дальнейшее усиление света до 100 % вызывает у вяза, подобно тому как это наблюдалось у пихты, снижение ассимиляции, у клена же такого снижения не замечается; у дуба, как и у всех светолюбивых пород, наблюдается значительное повышение ассимиляции.

Для более полного сравнения ассимиляционной способности всех лиственных древесных пород между собою необходимо было ассимиляцию всех изучаемых нами пород сравнить непосредственно с какой-либо одной породой, для чего мы выбрали березу. Так как для нас важно было сопоставить их ассимиляционную способность, главным образом, на высоких степенях освещения,—данные опытов при минимальном освещении были вполне сравнимы, благодаря выдержанности одинаковых условий,— то опыты эти были проведены преимущественно на прямом солнечном свету и отчасти на средней ступени освещения.

Сравнение ассимиляции березы и дуба

При сравнении б е р е з ы с д у б о м оказывается, что последний ассимилирует слабее березы, как на прямом солнечном свету, так и на рассеянном при сплошь облачном небе. Разница в интенсивности ассимиляции этих двух пород довольно велика: дуб ассимилирует в среднем почти вдвое слабее березы, как на поверхность, так и на свежий вес (см. приложение, табл. 14). Цифру эту надо, однако, считать несколько преувеличенной, вследствие более быстрой реакции устьиц листьев дуба на неблагоприятные условия среды. Так, в последнем опыте 29/VIII, которым мы пользуемся в качестве контрольного, благодаря его оптимальным условиям, соотношение иное (1 : 0, 74), т. е. дуб ассимилирует лишь в 1,37 раза слабее березы. Более слабая ассимиляция дуба на высоких ступенях освещения согласуется с приведенным выше мнением лесоводов, которые называют его породой лишь „более или менее светолюбивой", а также с данными анатомического исследования, предпринятым С у р о ж е м (1891) для характеристики теневыносливости породы по этому признаку (пластичность листа), согласно которым дуб занимает промежуточное место между типичными светолюбивыми и теневыносливыми породами.

Б е р е з а и и в а. Ломкая и в а оказывается наиболее с в е т о л ю б и в о й породой. В среднем, интенсивность ее ассимиляции на прямом солнечном свету в полтора раза выше березы при расчете на поверхность и наравне с нею при расчете на свежий вес (см. приложение, табл. 15). Цифры „контрольного" опыта 29/VIII показывают, что ива обладает еще более высокой ассимиляционной способностью: она ассимилирует вдвое интенсивнее березы на поверхность и даже при рассчете на свежий вес соотношение остается достаточно ясно выраженным в пользу ивы (1 : 1,31). На средней ступени освещения для ивы имеется всего один опыт, в котором она также обнаруживает высокую ассимиляционную способность: соотношение то же, что было в среднем на прямом солнечном свету. Итак, из взятых нами светолюбивых пород мы получили для ассимиляции отставание от березы только у дуба.

Б е р е з а и к л е н. Б е р е з а и в я з. Обе теневыносливые породы, и клен и вяз, ассимилируют вдвое слабее березы на прямом солнечном свету. У клена, с его крайне тонким листом, при расчете на свежий вес получается более выгодное для него соотношение. Но все же и в этом случае интенсивность его ассимиляции значительно слабее, чем у березы (см. приложение, табл. 16 и 17). На средней ступени освещения с кленом проведено всего два опыта, которые дают поэтому мало оснований для вывода. Можно лишь сказать, что намечается тенденция к относительно более благоприятному соотношению для клена, но отставание от березы и здесь большое. У вяза на этой ступени эта тенденция выражена яснее, но также остается значительное отставание от березы.

Итоги работы с лиственными

Теперь мы можем сравнить работу ассимиляционного аппарата всех лиственных пород между собою и дать более полную общую характеристику их ассимиляционной способности. В нижеследующей таблице 12 приведены цифры, рассчитанные как на поверхность, так и на свежий вес, характеризующие относительно березы, принятой за единицу, ассимиляционную способность всех исследованных нами лиственных древесных пород на высшей и средней ступенях освещения. В качестве предельно-максимальных приведены соответствующие цифры по данным оп. 29.VIII. Кроме того, указано минимальное освещение, необходимое для начала ассимиляции листа, и величина дыхания лиственных пород. Как видно из таблицы, по

ТАБЛИЦА 12

Относительная ассимиляционная, способность листв. пород. Ассим. березы = 1 при t 20° С

Освещение			Ива	Береза	Липа	Дуб	Клен	Вяз
Прямой солнечн. свет (ок. 100%)	на 50 $см^2$	в среднем из 6-10 опытов	**1,56**	**1,00**	**0,80**	**0,52**	**0,46**	**0,48**
		по максимуму (оп. 29/VIII)	2,59	1,00	0,78	0,73	0,55	0,45
	на 1 г свеж. веса	в среднем из 6-10 опытов	**0,95**	**1,00**	**0,90**	**0,54**	**0,64**	**0,47**
		по максимуму (оп. 29/VIII)	1,31	1,00	0,86	0,74	0,85	0,44
Рассеянный свет (ок. 30%)	На 50 $см^2$		1,45	1,00	0,99	0,60	0,53	0,71
	На 1 г. свеж. веса		0,82	1,00	1,06	0,51	0,69	0,63
Миним. света, необходимый для начала ассимиляции („К. П.") в метросвечах			от 200 и >	ок. 150	ок. 50	ок. 200	50	ок. 100
Дыхание в *мг*	на 1 г св. веса		— 0,44	— 0,60	— 0,38	— 0,71	— 0,42	— 0,66
	на 50 $см^2$		— 0,45	— 0,33	— 0,17	— 0,53	— 0,19	— 0,42

использованию максимального света впереди всех стоят светолюбивые ива, затем береза и позади всех теневыносливые клен и вяз (см. расчет на поверхность). Однако, ассимиляция дуба и липы не соответствуют их различной теневыносливости. Светолюбивый дуб примыкает к теневыносливым клену и вязу, а теневыносливая липа стоит значительно ближе к светолюбивым березе и иве. Что касается дуба, то по данным оп. 29.VIII ассимиляционная способность его оказывается значительно более высокой, чем клена и вяза, оправдывая до некоторой степени представление о нем, как о породе более или менее светолюбивой. Максимальные цифры опыта 29.VIII не изменяют места липы в ряду других пород. Из всех теневыносливых пород она обнаруживает наиболее высокую ассимиляционную способность и по использованию максимального солнечного света примыкает к такой светолюбивой породе, как береза. Расчет на свежий вес еще больше сглаживает разницу между ивой, березой и липой, да несколько выигрывает клен.

На средней ступени освещения (около 30%) разница в относительной ассимиляционной способности всех пород в общем сглаживается; особенно это заметно на липе и березе, сильно подтягивается и вяз (для клена слишком мало данных для вывода средней). Ассимиляционная способность дуба, в среднем, ниже остальных пород. Медленный рост дуба находит себе в этом некоторое объяснение. По минимальному освещению, необходимому для начала продуктивной ассимиляции, все лиственные породы можно расположить в следующий ряд, в порядке убывающей теневыносливости: липа, клен, вяз, береза, дуб, [1] ива.

Что касается дыхания, то липа, а за нею клен, в согласии с их теневыносливостью [см. Майер (Mayer, 1892)] занимают последнее место. Наконец, чистая ассимиляция при слабом освещении не обнаруживает соответствия с теневыносливостью. При расчете на поверхность она мало колеблется у разных пород (0,41 — 0,48 *мг* CO_2), спускаясь только у дуба до 0,24 *мг*. При расчете же на вес на первом месте стоят теневыносливые липа и клен, но к ним примыкает светолюбивая береза, а затем опять идет теневыносливый вяз и наконец ива и дуб.

ТАБЛИЦА 13

Ассимиляция лиственных (абсолютные величины в *мг* CO_2)

Освещение	I				II				III				IV			
	Береза		Липа		Береза		Вяз		Дуб		Вяз		Ива		Клен	
	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*	на 1 *г*	на 50 *см²*
Прямой солн. свет около 100 %	9,36	6,20	8,34	4,83	7,85	5,61	3,36	2,52	4,12	3,31	2,64	2,06	7,98	9,38	5,01	2,65
Рассеян. свет около 30 %	5,99	3,82	6,30	3,72	7,42	5,02	4,45	3,37	2,49	2,12	3,38	2,64	4,16	4,85	4,89	2,55

Из таблицы 13, в которой приведены средние абсолютные ассимиляционные величины, видно, что у всех светолюбивых — березы, дуба, ивы — интенсивность ассимиляции на прямом солнечном свету гораздо выше, чем на рассеянном (30%). Не то у теневыносливых. Вяз ассимилирует более интенсивно на средней ступени, и это повторяется у него дважды, — как при сравнении его с березой, так и с дубом; клен на обеих ступенях одинаково, и только одна липа и здесь составляет исключение из ряда теневыносливых, ассимилируя наиболее интенсивно на прямом солнечном свету. Однако, есть разница в поведении липы и березы. Береза повышает ассимиляцию при переходе к полному освещению в 1,6 раза, а липа только в 1,3 раза. Таким образом, в среднем, для теневыносливых пород характерно или ослабление, или менее заметное усиление ассимиляции при переходе от среднего освещения к высшему.

На основании рассмотренных данных можно притти к выводу, что наиболее правильно характеризовать светолюбие и теневыносливость лиственных пород: 1) по минимальному освещению, необходимому для их компенсационного пункта при одинаковых прочих условиях и 2) по их отношению к смене среднего освещения на полное.

[1] Положение дуба и вяза сомнительно из-за ограниченности данных.

Сравнение ассимиляции хвойных и лиственных в связи со степенью их теневыносливости

Чтобы сделать возможным сопоставление ассимиляции хвойных и лиственных пород, нами были проведены опыты, в которых непосредственно сравнивалась ассимиляционная способность наших основных единиц сравнения — сосны и березы — на прямом солнечном свету. Данные приведены в нижеследующей таблице 14.

ТАБЛИЦА 14

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	Кол. разл. CO_2 в *мг* в 1 ч. расч. на исх. конц. CO_2 на 1 *г.* св. веса		Соотн. асс. вел. Сосна=1	Кол. разл. CO_2 в *мг* в 1 ч. расч. на исх. конц. CO_2 на 50 см²		Соотн. асс. вел. Сосна=1
			Сосна	Береза		Сосна	Береза	
1930 г.								
26-V	Сосна	13ʰ 13′—13ʰ 23′	2,30		1:2,34	3,38		1:1,16
	Береза	13ʰ 12′—13ʰ 22′		5,39			3,94	
12-VI	Сосна	9ʰ 32′— 9ʰ 42′	2,88		1:3,21	4,23		1:1,43
	Береза	10ʰ 18′—10ʰ 28′		9,25			6,05	
28-VI	Сосна	10ʰ 25′—10ʰ 33′	2,57		1:3,20	3,78		1:1,18
	Береза	9ʰ 23′— 9ʰ 31′		8,23			4,47	
1-VII	Сосна	11ʰ 57′—12ʰ 07′	3,23		1:2,65	4,75		1:1,17
	Береза	11ʰ 58′—12ʰ 08′		8,57			5,54	
		В средн. —	—	—	1:2,85	—	—	1:1,23

Как видим, береза превышает сосну почти в 3 раза при пересчете ассимиляции на вес, но при пересчете на поверхность разница не велика.

ТАБЛИЦА 15

Относительная ассимиляционная способность лиственных и хвойных пород

Ассим. сосны = 1

Освещение		Лиственные						Хвойные			
		Ива	Береза	Липа	Дуб	Клен	Вяз	Сосна	Листвен.	Пихта	Ель
Прямой солн. свет (ок. 100%)	На поверхн.	1,86	1,23	0,98	0,64	0,57	0,59	1,00	—	—	—
	Тоже по данн. оп. 29/VIII	3,18	1,23	0,96	0,90	0,68	0,55	1,00	—	—	—
	На свежий вес.	2,71	2,85	2,56	1,54	1,82	1,34	1,00	1,27	1,02	0,46
	Тоже по данн. оп. 29/VIII	3,73	2,85	2,45	2,11	2,36	1,25	1,00	—	—	—
Рассеян. свет [1] (ок. 30%)	На поверхн.	1,45	1,00	0,99	0,60	0,53	0,71	—	—	—	—
	На свежий вес.	0,82	1,00	1,06	0,51	0,69	0,63	1,00	1,43	1,75	0,72

[1] Данные выражены тоже в относительных величинах, но сравнение возможно лишь в пределах каждой группы: у лиственных за единицу сравнения взята береза, у хвойных — сосна

Сопоставляя в таблице 15 на основании найденного соотношения ассимиляционную способность хвойных и лиственных на прямом солнечном свету (сосна принята за 1), мы видим, что сосна при расчете ассимиляции на поверхность занимает далеко не последнее место и превосходит дуб, клен и вяз. В этом отношении она примыкает к светолюбивым лиственным породам, которые характеризуются высокой ассимиляционной способностью на прямом солнечном свету, и становится между березой и липой. При расчете же на свежий вес все хвойные располагаются ниже лиственных: самая энергичная в этом отношении из хвойных—лиственница — ассимилирует все же слабее последнего из лиственных—вяза.

У лиственных на единицу свежего веса приходится больше активных, с точки зрения ассимиляции, тканей, они богаче хлорофиллом (по данным Любименко и Стольфельта). Пластинчатая форма листа и дифференцировка ткани на палисадную и губчатую представляет большие выгоды для улавливания света и CO_2. Для иллюстрации приведем величины поверхностей в $см^2$, которые занимает 1 г свежего веса сосны, березы, липы.

Сосна	Береза	Липа
34 $см^2$	76 $см^2$	83 $см^2$

Как видим, разница действительно, огромна.

При расчете ассимиляции на хлорофилл разница между хвойными и лиственными сглаживается благодаря более низкому (почти вдвое) содержанию этого пигмента у хвойных (см. стр. 26). Относительные величины ассимиляции при этом удваиваются, и лиственница тогда приближается к иве и березе, а пихта превосходит дуб, клен и вяз.

По способности использовать минимальное освещение лиственные породы, в общем, также идут дальше хвойных. Положение их компенсационного пункта сдвинуто ниже: липа спускается ниже ели и пихты, а береза начинает работу ниже сосны и лиственницы (см. табл. 16).

ТАБЛИЦА № 16

Сводная таблица данных на минимальном свету.

Освещение в метросвеч.	Хвойные				Лиственные							
	Листв.	Сосна	Ель	Пихта	Береза		Липа		Ива		Клен	
	на 1 г свеж. веса				на 1 г	на 50 $см^2$	на 1 г	на 50 $см^2$	на 1 г	на 50 $см^2$	на 1 г	на 50 $см^2$
	Поглощено или выделено *мг* CO_2 в 1 ч.											
312	0,10	—	0,11	0,30	0,18	0,10	0,76	0,36	—	—	—	—
200	— 0,06	— 0,076	0,06	0,13	0,18	0,11	0,69	0,30	0,03	0,03	0,54	0,23
140	— 0,17	— 0,08	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
102	— 0,20	—	— 0,03	— 0,02	— 0,14	— 0,08	0,34	0,15	— 0,26	— 0,28	0,25	0,16
50	— 0,45	— 0,23	— 0,15	—	— 0,30	— 0,17	0,08	0,04	—	—	—	—
Дыхание	— 0,41	— 0,29	— 0,14	— 0,34	— 0,60	— 0,33	— 0,38	— 0,17	— 0,44	— 0,45	— 0,42	— 0,19
	Поглощено CO_2 в *мг* с поправкой на дыхание.											
312	0,51	—	0,25	0,64	0,78	0,43	1,14	0,53	—	—	—	—
200	0,35	0,214	0,20	0,47	0,78	0,44	1,07	0,47	0,47	0,48	0,96	0,42
140	0,24	0,21	0,16	0,40	—	—	—	—	—	—	—	—
102	0,20	0,11	0,11	0,32	0,46	0,25	0,72	0,32	0,18	0,17	0,67	0,35
0	0,00	0,00	0,00	—	0,30	0,16	0,46	0,21	—	—	—	—

Повидимому плоская форма и большая пластичность тканей листа являются лучшим приспособлением для улавливания не только полного, но и минимального света.

Если сравнить работу ассимиляционного аппарата всех исследованных нами древесных пород, то обнаруживается различие ее в трех главнейших пунктах:

1) в величине ассимиляционной способности;
2) в положении светового оптимума ассимиляции;
3) в отношении к слабому освещению.

Рассмотрим подробнее каждый из этих пунктов.

По величине ассимиляционной способности в пределах каждой группы можно различить 2 типа пород — с сильным и с слабым темпом ассимиляции. Среди хвойных быстрым темпом отличается сосна, лиственница и пихта, медленным же — ель. Среди лиственных быстрым темпом отличаются ива, береза, липа, а медленным — дуб, клен и вяз. Разница ассимиляции этих двух типов, которые можно назвать сильным и слабым по ассимиляции, очень значительна. Сильный тип ассимилирует приблизительно вдвое интенсивнее слабого, причем эта разница сохраняется при всех способах перечисления и при всех ступенях освещения, исключая слабой ступени. Деление на эти два типа не вполне совпадает ни с делением пород на быстро и медленно растущие, ни с делением на светолюбивые и теневыносливые. К сильному типу относятся такие несомненно теневыносливые породы как пихта и липа, не отличающиеся и быстротой роста, наоборот, считающийся светолюбивым дуб — порода с слабым темпом ассимиляции и медленным ростом (особенно у нас под Ленинградом). Эти два типа ассимиляционного аппарата не связаны также и с продуктивностью на гектар, которая, напр., у ели не ниже, чем у сосны. Вероятно, медленный темп ассимиляции ели компенсируется сильным развитием листовой массы дерева в виде хвои, которая остается на дереве до 5—10 лет.

Разницу в темпе ассимиляционной работы той и другой группы вряд ли возможно объяснить различием в содержании хлорофилла. Содержание последнего не обнаруживает заметного различия в той и другой группах (см. стр. 26). Если разница есть, то она наблюдается и в пределах каждой группы. Вероятно, различие кроется в строении листа, особенно в устьицах (число и степень раскрытия), а также в энзимах хлоропласта, на что указывает Вильштетер (1918, стр. 86 и след.).

Вторым пунктом различия ассимиляции древесных пород является положение оптимума ассимиляции (см. таблицу 17). На первый взгляд положе-

ТАБЛИЦА 17

Световой оптимум ассимиляции и компенсационный пункт древесных пород.

На сырой вес.

Освещение	Светолюбивые					Теневыносливые				
	Сосна	Листв.	Ива	Береза	Дуб	Ель	Пихта	Липа	Клен	Вяз
100%	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,05	0,77	1,32	1,02	0,78 (0,75)
30%	0,73	0,70	0,52	0,64	0,60	1,00	1,00	1,66	1,00	1,00
Компенс. пункт (в м/св.)	200	200	200 и >	150	200	100	100 и <	50 и <	50	ок. 100
На поверхность										
100%	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	—	—	1,30	1,04	0,75
30%	0,73	—	0,52	0,62	1,64	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

Примечание: У светолюбивых пород за 1 принята ассимиляция при освещении в 100%, у теневыносливых — при освещении в 30% полного.

ние это очень различно. У одних пород, как сосна, лиственница, ива, береза, дуб, липа, оптимум ассимиляции световых листьев приходится на полное освещение; у других, как пихта и вяз, на среднее освещение и у третьих — ель и клен — на то и другое освещение. Закономерность выражается в том, что все породы с резко выраженным оптимумом на высшей ступени освещения светолюбивы, теневыносливые же не приурочивают оптимума к какой-либо одной ступени. Такая типично теневыносливая порода, как липа, находится в группе с оптимумом ассимиляции на полном свету. Ель и клен имеют этот оптимум на 2-х ступенях, высшей и средней. Таким образом, применить для характеристики теневыносливости положение оптимума далеко не всегда возможно.

При установившемся взгляде на древесные породы, как породы светолюбивые, различающиеся только теневыносливостью, обращает на себя внимание существование таких теневыносливых пород, как пихта, ель, клен и вяз, для ассимиляции которых полное освещение не представляет выгоды или даже менее благоприятно, чем освещение среднее. Лист этих теневыносливых пород использует прямой солнечный свет так же, или хуже, чем рассеянный свет облачного неба. Причина этого не только в специфических особенностях хлоропластов, но и в меньшей приспособленности всего строения листа к неблагоприятным условиям, сопутствующим прямому солнечному освещению, а именно к перегреванию листа и повышению транспирации (более тонкая кутикула, редкая сеть проводящих пучков, большая испаряющая поверхность на единицу массы листа и т. д.).

К этому мы можем добавить, что ассимиляционный аппарат дуба и вяза по сравнению с березой и липой также является более чувствительным к низким температурам. Так, после периода (31.V — 5.VI) очень холодной и пасмурной погоды с ночными заморозками (3.VI — минимум — 2,4°) в оп. 6.VI — при вполне благоприятных условиях погоды (солнечный день с t 20°), мы получили для березы, липы, вяза и дуба следующие ассимиляционные величины (CO_2 в *мг* в 1 ч.):

Береза		Липа		Дуб		Вяз	
на 1 *г* св. в.	на 50 *см*²	на 1 *г* св. в.	50 *см*²	1 *г* св. в.	50 *см*²	на 1 *г* св. в.	50 *см*²
1,64 *мг*	1,09 *мг*	1,28 *мг*	0,71 *мг*	—0,14 *мг*	—0,08 *м*	0,00	0,00

При этом надо заметить, что у всех пород листья отлично инфильтрировались. Тут несомненно имело место последействие низких температур в виде инактивирования хлоропласта и лишь постепенного возвращения его в прежнее состояние. Но интересно то, что у дуба и вяза оно сказалось больше, чем у других пород. Через 2 дня, 7.VI, листья всех указанных пород ассимилировали так же интенсивно, как и до холодов, и после — в летние дни.

Таким образом, листья теневыносливых пород повидимому особенно чувствительны к резким колебаниям метеорологических факторов, свойственным открытым экспозициям. Непосредственный опыт в культуре и наблюдение в природе однако показывают, что и эти породы с оптимумом ассимиляции при среднем освещении наилучшим образом развиваются тем не менее открыто без затенения. Очевидно, некоторое ослабление ассимиляции у игол и листьев, подвергающихся непосредственному действию полного освещения, вполне компенсируется работой остальных листьев кроны, работающих и на открытых местах при оптимальном несколько ослабленном свете благодаря самоотенению листьев. Здесь особенно отчет-

ливо выясняется, что светолюбие подразумевает отношение всего растения в целом к свету и оно может не совпадать с отношением к этому фактору отдельных органов и физиологических процессов, хотя бы и столь важных как ассимиляция.

Следует сказать, что и вообще теневыносливые породы приспособлены только к тому, чтобы переносить сильное отенение, хотя бы и с сильной задержкой роста. Поэтому непонятно, какое значение могло бы иметь для этого приспособления ослабление ассимиляции на полном свету. Поэтому даже если бы оптимум ассимиляции при ослаблении полного света и был общим признаком для всех теневыносливых пород, тем не менее и тогда его нельзя было бы толковать как причину, а скорее как следствие приспособления ассимиляционного аппарата к затенению. В действительности же способность переносить отенение только у некоторых пород (пихта, вяз) сопровождается сдвигом оптимума ассимиляции на низшую ступень освещения.

Наконец, третий пункт различий ассимиляции древесных пород — их отношение к слабому освещению. Если сравнить у разных пород освещение при компенсационном пункте (таб. 17), то обнаруживается довольно полное соответствие с их теневыносливостью. Среди хвойных это освещение для теневыносливых ели и пихты заметно ниже, чем для светолюбивых сосны и лиственницы. Среди лиственных теневыносливые клен, вяз и липа требуют для компенсационного пункта освещения гораздо более низкого, чем ива. Только береза довольствуется, несмотря на светолюбие, столь же низким освещением для компенсационного пункта, как и теневыносливые породы. Дуб занимает в этом отношении промежуточное положение, как и во многих шкалах светолюбия [1].

Ассимиляция с поправкой на дыхание (чистая) особенного значения для характеристики теневыносливости не имеет. Как уже было указано, теневая хвоя сосны и ели при освещении в зоне отмирания (1% полного освещения или 200 м/св.) ассимилирует одинаково, а такая же хвоя лиственницы даже сильнее, чем ели. У лиственных при том же освещении при расчете на поверхность вообще различия очень невелики, за исключением низкой величины дуба, а при расчете на вес за теневыносливыми липой и кленом следует светолюбивая береза, потом теневыносливый вяз и наконец ива и дуб.

Таким образом, наибольшее соответствие с светолюбием, или вернее теневыносливостью, у исследованных нами пород проявляет степень освещения, необходимая для компенсационного пункта, а не для начала чистой ассимиляции. Следовательно, теневыносливость, как и следовало ожидать, не зависит только от ассимиляции. В такой же степени она зависит и от дыхания, на что уже давно указал Майер (1892), который однако неправильно считал дыхание единственной причиной теневыносливости. По его мнению растение тем теневыносливее, тем лучше и больше переносит отенение, чем меньше его траты на дыхание. Наши исследования показывают, что у древесных пород это не является общим правилом и что к этому несомненно присоединяется еще и повышенная способность к ассимиляции при слабом освещении. Но и это применяется, как мы видели, далеко не к всем породам. Более общей причиной теневыносливости является баланс дыхания и ассимиляции, наиболее определенным выражением которого может служить положение компенсационного пункта на более или менее низкой ступени освещения.

[1] По Бойсен-Иенсену и Мюллеру у бука компенсационный пункт теневого листа приходится на освещение в 150 м/св., у ясеня — на 200 м/св. При сравнении с нашими цифрами оказывается, что бук требует больше света, чем липа, клен, вяз, а ясень близок к наиболее светолюбивой иве. Однако, сравнение величин, полученных не только на разных объектах, но и в различных климатических условиях, не дает права для каких-либо выводов.

По минимальному освещению, необходимому для компенсационного пункта, все исследованные породы можно расположить в следующий ряд по убывающей теневыносливости. который мы сопоставили с соответствующим рядом Сурожа, установленным по анатомическим признакам,—развитию палисадной и губчатой паренхимы. Одновременно для сравнения приводятся для тех же видов наши данные о дыхании, транспирации, а также светового довольствия (по Визнеру) и содержания хлорофилла (по Любименко). [1]

ТАБЛИЦА 18

Убывание теневыносливости по положению компенсац. пункта	Освещение в м/св. для компенс. п.	Дыхание на 1 г свежего веса	Относит. транспирация [2]	Свет. довольствие по Визнеру	Кол. хлорофилла в г на 1 к сырого веса по Любименко	Убывание теневыносливости по анатомич. признакам. (по Сурожу)
1. Липа	ок. 50	0,38	1,3	—	2,80	1. Пихта
2. Клен	50	0,42	1,0	1/55	2,66	2. Липа
3. Пихта . . .	ок. 100	0,34	—	—	1,75	3. Ель
4. Ель	100	0,14	—	1/28-1/33	1,20	4. Клен
5. Вяз	100	0,40	1,0	—	2,31	5. Вяз
6. Береза . . .	150	0,60	5,2	1/9	2,40	6. Дуб
7. Дуб	200	0,46	2,2	1/26	2,77	7. Береза
8. Сосна	200	0,29	—	1/9-1/10	1,13	8. Сосна
9. Лиственница .	200	0,41	—	1/5	1,30	9. Лиственница
10. Ива	200	0,44	5,7	—	2,70	

Как видно, полученная нами по компенсационному пункту шкала теневыносливости в общем за отдельными исключениями согласуется с шкалой Сурожа по анатомической пластичности и шкалой Визнера по световому довольствию в зоне отмирания.

Поэтому, можно сказать, что чем меньше развита у данной породы палисадная паренхима, тем меньше света требует компенсационный пункт ассимиляции и тем ниже освещение, при котором отмирают побеги внутри кроны. Дыхание и содержание хлорофилла сами по себе не обнаруживают какой-либо связи с теневыносливостью, но относительная транспирационная способность у лиственных в общем заметно выше у светолюбивых, чем у теневыносливых, что вероятно связано с лучшим развитием устьиц и проводящих путей в листьях первых.

Таким образом, баланс дыхания и ассимиляции определяет бо́льшую или меньшую способность древесных пород переносить отенение. Если баланс невыгоден для питания, растение недоедает и делается нестойким относительно вредителей и неблагоприятных внешних условий (морозов, вымокания и т. д.). Особенно хорошо это можно видеть на побегах каж-

[1] Положение хвойных в таблице Сурожа является довольно мало обоснованным анатомически, так как палисадная и губчатая ткани у них слабо дифференцированы.

[2] Транспирация определялась по потере веса срезанных листьев в течение первого получаса после срезания. Величины, перечисленные на 1 г веса, отнесены к транспирации клена, принятой за единицу. Более подробные данные будут сообщены в особой работе одного из авторов настоящей статьи.

дого дерева в наиболее затененной части кроны, т. н. зоне отмирания, где происходят „очищение ствола“ от отмирающих побегов. Ранней весной можно видеть, какое сильное опустошение производят зимние морозы, именно среди теневых побегов. Одним из авторов настоящей статьи еще в 1919 году были поставлены опыты, демонстрировавшие это действие особенно убедительно. Большие, хорошо освещенные ветви сосны загибались весной в начале развития так, что развивающиеся на концах побеги помещались в зону отмирания того же дерева и в таком положении закреплялись при помощи подвязывания на весь год. Оказалось, что все развившиеся в тени побеги выжили, — не обнаруживая признаков отмирания, — лето и осень, но зимой были поражены морозом, засохли к весне и сбросили хвою (рис. 1). То же самое можно было наблюдать и на горшечных экземплярах ели, поставленных в начале июня с только что тронувшимися почками в зоне отмирания 80-летней ели (рис. 2). И здесь вновь образовавшиеся побеги не обнаруживали сначала внешних признаков отмирания и только к весне следующего года начали сохнуть и сбрасывать хвою. Остальная хвоя, развившаяся при хорошем освещении, таких явлений у опытных экземпляров не обнаруживала.

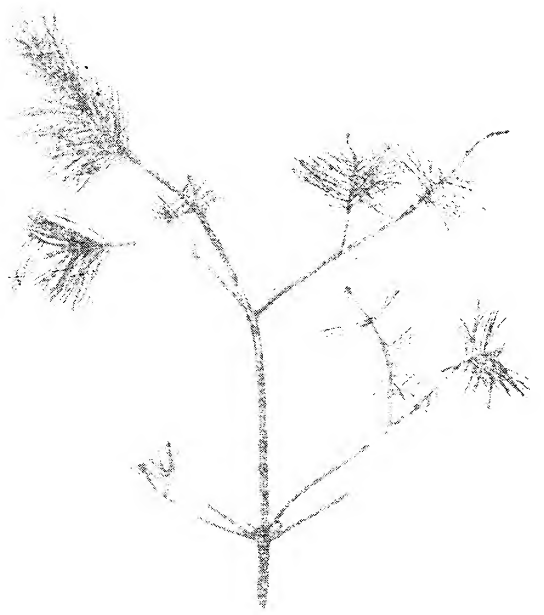


Рис. 1. Ветка сосны, загнутая из освещенного положения в затененное весною 1919 г. Развившиеся побеги отмерзли зимою и сбросили хвою. Хвоя прежних лет сохранилась. Ветка снята весною 1920 г.

Таким образом, на почве голодания в сильно затененной хвое нарушается нормальный обмен веществ — она вероятно не накопляет запасных веществ, слабее дышит, не вырабатывает защитных веществ от холода, напр. сахара, становится богаче водой (см. ниже), почему и оказывается менее стойкой зимою. На почве голодания же она и летом при продолжительных дождях гибнет от вымокания[1] и повреждается паразитами легче, чем световая. Так однолетние сеянцы сосны, развившиеся в горшках в глубокой тени молодых лиственниц, отличались поразительно слабо развившейся корневой системой и поражались грибком *Pythium*, тогда как контрольные, хорошо освещенные, были вполне здоровы. Точно также при затенении вертикальными щитами от прямых лучей солнца сеянцы сосны на северной стороне в тени этих щитов все погибли от *Lophodermium*,[2]

[1] У травянистых растений Визнер особенно подчеркивает малую стойкость сильно затененных растений относительно избытка влаги. Он называет это явление омброфобией (от греческого слова омброн — дождь).

[2] Определения приводимых здесь грибных паразитов были произведены проф. С. И. Ваниным, за что выражаем ему благодарность.

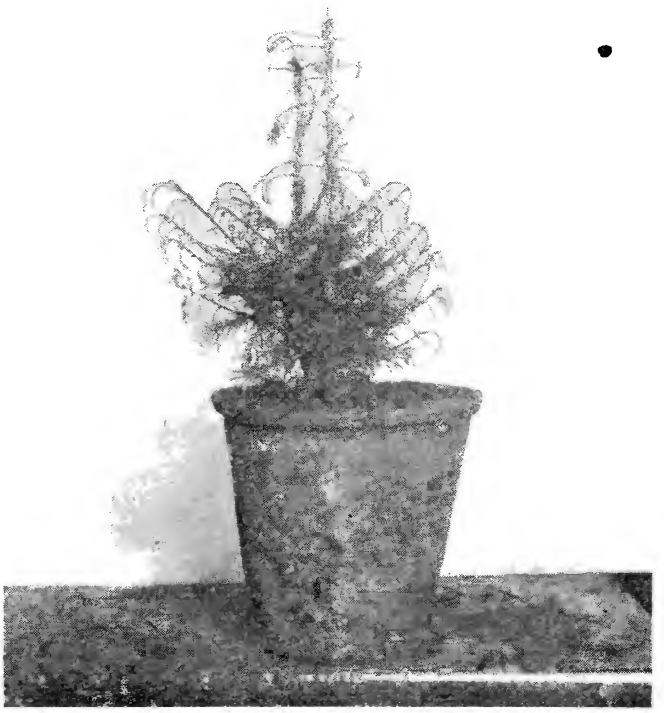


Рис. 2. Пятилетняя ель, стоявшая лето в „зоне отмирания" кроны 80-летней ели. Развившиеся в тени побеги отмерзли, засохли и сбросили хвою. Снято весною 1920 г.

тогда как рядом растущие на южной стороне, хорошо освещенные оставались здоровыми (рис. 3).

Кроме голодания уже развившихся побегов с его последствиями, недостаток света может, как известно, влиять и непосредственно на развитие и форму органов и дифференцировку тканей, вызывая в большей или меньшей мере этиолизацию их даже с сохранением зеленой окраски.

Такая ненормальность развития может быть также причиною малой стойкости относительно морозов, дождей и паразитов, на которую мы только что указали. Совпадает ли предел освещения, необходимый для нормального развития, с пределом для нормального питания уже развитого побега — вопрос, требующий дальнейших исследований. Наконец не только развитие побегов, но самое начало его в виде распускания почек также требует повидимому определенной ин-

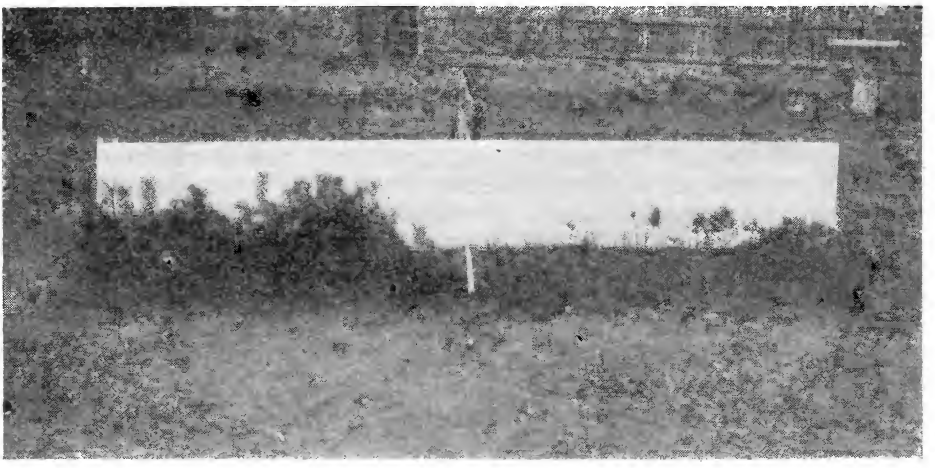


Рис. 3. Направо—сосна, развившаяся в тени вертикального щита, поставленного с востока на запад (передняя часть его снята), поражена *Lophodermium*. Налево—сосна, развившаяся на южной сторонещита; совершенно здорова.

тенсивности света, без которого они не трогаются в рост. На это указывают опыты Любименко (1910), в которых почки различных пород требовали различного света для начала роста. Действительно, внимательное рассматривание теневых побегов легко обнаруживает, что почки их очень часто в зоне отмирания совсем не трогаются в рост, и таким образом замены погибающих побегов совсем не происходит. Не следует, однако, думать, что задержка в распускании почки всегда вызывается недостатком света; у дуба, лиственницы, сосны стоит только перервать сообщение с верхними частями растения, надрезав или перерезав ствол, и почки начнут развиваться ниже перереза, хотя бы освещение оставалось прежним. Очевидно здесь мы имеем дело также с явлениями корреляции, и недостаток освещения отнюдь не является единственной причиною наблюдающейся задержки развития почек. Конечно, развившиеся после перерезки ствола при слабом освещении побеги очень слабы и рано или поздно погибают от недостатка питания. Однако в течение одного вегетационного периода они все же существовать вполне могут.

Таким образом, если отмирание уже развившихся побегов вызывается голоданием и ненормальным развитием вследствие недостатка освещения, то само появление их может зависеть не только от света, но и от корреляции с верхними частями дерева, рост которых задерживает распускание почек. Это указывает, что не всегда гибель побегов в зоне отмирания вызывается недостатком света для ассимиляции. Она может зависеть и от недостатка света для развития или распускания почек, а может и совсем от света не зависеть. В некоторых случаях отсутствие связи отмирания с ассимиляцией особенно ясно. Так, у березы в зоне отмирания Визнер и другие авторы определяют световое довольствие в $^1/_7 — ^1/_9$ полного освещения. Однако, мы видели, что береза сохраняет способность ассимилировать с положительным балансом при значительно более слабом (до $^1/_{120}$) освещении. Крахмальная проба также показала Визнеру (1907) наличие ассимиляции у листьев березы в зоне отмирания. Объяснить очищение ствола в этом случае можно только задержкою роста и развития побегов в нижних частях ствола ростом выше сидящих, хорошо освещенных побегов, или недостатком света для нормального роста побегов внутри кроны. В этом последнем случае необходимо допустить, что нормальный рост побегов березы требует более высокой степени освещения, чем ассимиляция.

Корреляция развития почек и только что указанное формативное действие света на рост имеют особенное значение для объяснения очищения ствола таких светолюбивых пород как лиственница, береза и ива, где освещение в зоне отмирания еще вполне достаточно для хорошей ассимиляции.[1] У большинства же теневыносливых пород, вероятно, главною причиной „очищения ствола“ является недостаток света для ассимиляции.

Люндегорд (1925), ссылаясь на подобного рода случаи значительной ассимиляции в зоне отмирания, делает вывод, что причиною очищения кроны является не столько свет, сколько борьба с лучше освещенными частями кроны за воду и соли. Сводя, таким образом, весь вопрос об отмирании побегов к корреляции, если не роста, то водообмена и питания различных побегов, Люндегорд забывает о формативном действии света. Поэтому к его выводу в общей форме присоединиться нельзя, но его указание на влияние солей в процессе отмирания в кроне имеет основание. У травянистых растений, напр. у проростков гороха или вики, легко наблюдать, что при длительном недостатке какого-либо необходимого элемента,

[1] Подобное же явление, указанное Стольфельтом (1924) для ели не подтвердилось нашими опытами. Нахождение же Гесселъманом (Hesselmann) крахмала в листьях зоны отмирания у столь же теневыносливой лещины прямым доказательством ассимиляции служить не может.

напр. фосфорной кислоты, нижние листья отмирают скорее, чем у нормальных, заменяясь выше растущими. Если такого одностороннего голодания нет, растение сохраняет на стебле гораздо больше нижних листьев. Кроме того возможно, что минеральное питание связано более непосредственно с процессом ассимиляции и его можно рассматривать как фактор, обусловливающий в значительной мере ту или иную интенсивность этого процесса. Наши опыты с дубом (см. выше) показали, что действительно лучшее почвенное питание повышает ассимиляционную способность его листьев [1]. Поэтому минимум светового довольствия зависит от почвенного питания. На лучших почвах, как это давно известно лесоводам, образуется более густая и ниже спускающаяся по стволу крона. Таким образом, лучшее почвенное питание, содействуя развитию листовой поверхности и усиливая ассимиляционную способность, может компенсировать недостаток света. Что же касается водного режима, то возможность подобного же влияния отрицать нельзя, так как борьба за воду между побегами различно освещенными вполне возможна, но каких-либо фактических указаний в пользу его нет. Во всяком случае по нашим определениям теневая хвоя сосны содержит больше воды, чем световая. В среднем из определений в течение всего лета теневая хвоя содержит 64,02% воды, а световая 59,37%, т. е. почти на 5% меньше. Это обстоятельство говорит не в пользу предположения об оттягивании воды световой хвоей из теневой.

Только что произведенный физиологический анализ причин „очищения ствола" дает возможность подойти к выяснению причин светолюбия и теневыносливости древесных пород.

Невозможность развития всего дерева или подроста при освещении ниже известного предела может вызываться так же, как и гибель побегов при очищении ствола, прежде всего недостатком света для ассимиляции с положительным балансом, причем предельное освещение, которое еще может выдержать все дерево, должно быть несколько выше, чем предельное освещение для отдельного побега в зоне отмирания. Дерево всегда несет систему побегов, из которых одни затеняют другие. Поэтому, если оно получает освещение, найденное предельно низким для отдельного побега, то существовать при таком освещении могут только побеги периферические, получающие этот слабый свет неослабленным затенением других побегов этого дерева. Количество органического вещества, вырабатываемое такими побегами, еле достаточно для их питания, но конечно не достаточно, чтобы поддержать жизнь всего растения, в котором кроме самих побегов требует питания массивный ствол и вся корневая система. Поэтому наиболее вероятно, что световой предел теневыносливости всего растения несколько выше, чем таковой же предел существования побегов близ зоны отмирания. Кроме недостатка света для ассимиляции с положительным балансом, гибель дерева от отенения может вызываться так же, как и гибель побегов, недостатком формативного действия света. Эта последняя причина наиболее вероятна у пород светолюбивых, как напр. береза, которая погибает в насаждении при отенении, еще вполне допускающем ассимиляцию. Наконец корреляция роста и борьба между побегами за соли и воду в насаждении заменяется борьбой между отдельными деревьями. Затененное дерево может погибнуть вследствие недостатка влаги и солей в почве, откуда они в первую очередь поступают лучше освещенным соседям. Существование такой конкуренции довольно убедительно доказали

[1] В появившейся после сдачи нашей рукописи в печать статье (Изв. Акад Наук 1931 № 10) Базырина и Чесноков приходят к отрицанию влияния минерального питания на ассимиляционную способность. Однако их опыты совсем далеко не всегда это подтверждают (см. оп. 3, 7 и 8). Отрицательный результат остальных опытов мог зависеть и от побочных причин. Судя по фотографическому снимку овса, развитие растений задерживалось каким-то фактором. Было ли достаточно освещение, о котором авторы не упоминают? Мы полагаем, что вопрос нуждается в дальнейшей разработке.

опыты Фрике (Fricke 1904) и затем Фабрициуса (Fabricius 1927). Устраняя конкуренцию корней высокоствольных деревьев окопкой с перерезанием корней, можно вызвать ясное улучшение подроста на окопанном пространстве, хотя условия освещения при этом не менялись. На основании этих опытов Фрике даже высказал сомнение, участвует ли свет в явлении светолюбия и теневыносливости. Как мы уже видели, в действии света конечно сомневаться не приходится, но что к его действию может присоединяться в насаждении также действие конкуренции за воду и соли— несомненно.

Таким образом теневыносливость явление сложное, в котором свет играет первенствующую, но не единственную роль. Поэтому только анализ этого явления в каждом данном случае может выяснить, отчего погибает растение при затенении другим: от недостатка света для питания, недостатка его для формативных процессов или наконец вследствие конкуренции с соседями за влагу и соли в почве. С этой же сложностью явления теневыносливости необходимо считаться при определении теневыносливости по способу Визнера измерением относительного освещения в зоне отмирания (L minimum). Не всегда эта величина является показателем того освещения, которое может выдерживать все дерево или его подрост при затенении. Дополнительный физиологический анализ с определением ассимиляционной способности и с опытами искусственного затенения и здесь необходим в некоторых случаях, чтобы избежать крупных погрешностей.

Выводы

Все вышеизложенное позволяет сделать следующие выводы:

1. Срезание ветки под водой за 15—20 мин. до начала опыта не отражается на ассимиляции исследованных нами хвойных древесных пород, если условия водного режима для нее благоприятны; для лиственных необходимо кроме того применение влажной атмосферы до начала опыта и—для некоторых пород (дуб)—сокращение срока окончания опыта до 10 мин., считая от момента срезания листа.

2. Для полной характеристики ассимиляции необходимо ее перечислять на поверхность и свежий вес; каждый из этих способов имеет определенное значение в характеристике ассимиляции.

3. Сравнение ассимиляционной способности световых и теневых листьев исследованных нами пород подтвердило полученные нами ранее результаты по ассимиляции световой и теневой хвои сосны: теневые листья ассимилируют в среднем слабее световых на прямом солнечном свету, выравниваются с ними с понижением освещения до 30% полного и лучше световых используют свет слабой интенсивности.

4. Падение ассимиляционной способности с возрастом дерева, которое мы ранее наблюдали на сосне, нашло себе частичное подтверждение в опытах с дубом.

5. Если все исследованные нами древесные породы, как хвойные, так и лиственные, разделить на светолюбивые, к которым принадлежат: сосна, лиственница, береза, ива, дуб,—и теневыносливые—ель, пихта, липа, клен, вяз,—то характеризовать работу ассимиляционного аппарата той и другой группы можно следующими признаками:

а) относительной ассимиляционной способностью светолюбивых и теневыносливых пород на разных ступенях освещения: по мере понижения освещения соотношение ассимиляционной способности меняется в пользу теневыносливых пород;

б) положением светового оптимума ассимиляции: у светолюбивых оптимум резко выделяется и приходится на полное солнечное освещение, у теневыносливых — разница между полным и средним освещением не так велика и оптимум часто занимает 2 ступени освещения — высшую и среднюю;

в) положением компенсационного пункта при 20°: чем порода теневыносливее, тем ниже освещение, необходимое для положения ее компенсационного пункта; некоторое отступление от этого правила дает береза, которая по положению компенсационного пункта занимает промежуточное место между светолюбивыми и теневыносливыми породами.

6. Лиственные древесные породы имеют ассимиляционную способность, в общем, более высокую, чем хвойные, — максимальные величины ассимиляции до 20,0 *мг.* CO_2 в 1 ч. на 50 *см.*^{2} дают наиболее светолюбивые и быстрорастущие лиственные породы — ива и береза: по способности использовать минимальное освещение лиственные также идут, в общем, дальше хвойных.

7. „Чистая" ассимиляция (поскольку она может быть определена поправкой на дыхание) при слабом освещении у различных пород различна, но ясной связи с светолюбием и теневыносливостью, как это наблюдал Любименко при повышенном содержании CO_2, не найдено.

8. Интенсивность дыхания и содержание хлорофилла не обнаруживают ясной связи с теневыносливостью древесных пород.

9. Ассимиляционная способность на всех ступенях освещения, кроме самого слабого, позволяет выделить среди хвойных и лиственных древесных пород, независимо от их светолюбия, 2 типа: с сильной и с слабой ассимиляционной способностью; к первому принадлежит светолюбивая сосна, лиственница, береза, ива и теневыносливые пихта и липа, ко второму — ель, вяз, клен и дуб.

10. Различие ассимиляционной способности сосны и ели зависит от ряда причин, среди которых можно указать на различие числа устьиц на единицу поверхности хвои; у сосны их вдвое больше, чем у ели. В какой степени зависит от числа устьиц различие ассимиляционной способности других светолюбивых и теневыносливых пород — должны показать последующие исследования.

11. Появление зоны отмирания и т. н. очищение ствола—явления сложные и зависят: 1) от баланса ассимиляции и дыхания развившихся побегов; 2) от формативного действиясвета; 3) от корреляции роста и 4) от борьбы с вышесидящими побегами за минеральное питание и воду. В отдельных случаях может преобладать то один фактор, то другой.

12. Теневыносливость зависит в общем от тех же причин, как и очищение ствола с тем лишь различием, что: а) минимальное освещение, необходимое для поддержания жизни всего дерева, должно быть выше, чем для поддержания жизни побегов; б) корреляция роста и конкуренция между побегами за минеральное питание и воду заменяются конкуренцией между деревьями в насаждении за те же вещества.

13. Относительное освещение в зоне отмирания не всегда является показателем минимального освещения для всего дерева. Для правильного определения теневыносливости необходимо также определение предела ассимиляции с положительным балансом и опыта с искусственным затенением.

Литература

1. Boysen-Iensen u. Müller. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. LXX. H. 4. 1929.—2. Fabricius. Forstwiss. Centralblatt. 1927. H. 10.—3. Fricke. Centralblatt für d. gesamte Forstwesen. 1904. H. 8 u. 9.—4. Harder. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1923. Bd. 41.—5. Hesselmann. Beibl. z. Bot. Centralblatt. 1904.—6. Иванов Л. А. и Коссович Н. Л. Журн. Русск. бот. о-ва. т. 15. № 3. 1930.—7. Iwanoff. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 43. 1925.—

8. Iwanoff. Там же. 46. 1928.—9. Ilyin. Flora. 16. 1923.—10. Iohansson. Svensk. bot. Tidskr. 20. 1926.—11. Kostyscheff, Bazyrina u. Tschesnokoff. Planta. Bd. 5. H. 5. 1928.—12. Любименко В. Н. Труды СПБ О-ва естествоисп. 1910.—13. Он же. Известия. Академии наук. 1910.—14. Он же. Записки Акад. Наук. Петерб. 33. 1916.—15. Он же. Известия И-та Лесгафта. 1923.—16. Lundegårdh H. Svensk bot. Tidskr. Bd. 15. H. 1 1921.—17. Он же. Der Kreislauf d. Kohlensäure in d. Natur. Iena. 1924.—18. Он же. Klima und Boden. Iena 1925.—19. Mayer Ad. Landw. Versuchstat. Bd. 40. 1892.—20. Molisch. Zeitschr. f. Botanik. Bd. 4. 1912.—21. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 1928 г.—22. Müller. Planta. Bd. 6. H. 1.—23. Neger. Flora. Bd 111-112. 1918 г.—24. Ståalfelt. Medd. f. Stat. Skogsförs. H. 18. 1921.—25. Он же. Там же. H. 21. 1924.—26. Он же. Flora N. F. 21. 1927.—27. Он же. Planta 1928,—28. Schramm. Flora. 1912.—29. Сурож. Лесной журнал № 2. 1891.—30. Wiesner. Lichtgenuss d. Pflanzen. 1907.—31. Willstätter R. u. Stoll A. Untersuchungen über d. Assimilation d. Kohlensäure. Berlin. 1918.

L. IWANOV UND N. KOSSOWICZ

Über die Arbeit des Assimilationsapparates der Holzgewächse. II

Zusammenfassung

Die im ersten Teil dieser Arbeit veröffentlichte Methodik (Journ. Soc. Bot Russ. Bd. 15, № 3, 1930) ist durch die Erforschung des Einflusses des Abschneidens auf die Assimilation, der Wasserversorgung, des Baumalters und des Bodens vervollständigt worden. Erforscht worden ist die Assimilation und Atmung der Nadelhölzer: *Pinus silvestris, Picea excelsa, Abies sibirica* (teilweise auch *A. balsamea*) und *Larix sibirica* und der Laubhölzer: *Betula verrucosa, Acer platanoides, Tilia parvifolia, Quercus pedunculata, Ulmus effusa* und *Salix fragilis*. Es ergaben sich folgende Resultate.

1. Das Abschneiden des Zweiges im Wasser, 15—20 Minuten vor dem Beginn des Versuchs, beeinflusst nicht die Assimilation der untersuchten Nadelholzarten, falls die Bedingungen des Wasserregimes ihnen günstig sind; die Laubholzarten bedürfen ausserdem noch der Wirkung der Luftfeuchtigkeit vor dem Beginn des Versuchs oder der Kürzung der Versuchszeit bis zu 10 Minuten, gerechnet vom Moment des Blattabschneidens.

2. Zur vollständigen Charakteristik der Assimilation müssen die Oberfläche, das Frischgewicht und die Chlorophyllquantität in Betracht gezogen werden; ein jedes im einzelnen ist von bestimmter Bedeutung für die Charakteristik der Assimilation.

3. Das Vergleichen der Assimilationsfähigkeit der Licht- und Schattenblätter der von uns erforschten Arten bestätigt die von uns ehedem betreffs der Assimilierung der Licht- und Schattennadeln der Kiefer erhaltenen Resultate: die Schattenblätter assimilieren auf dem direkten Sonnenlichte durchschnittlich schwächer, als die Lichtblätter, nähern sich ihnen bei der Reduzierung der Vollbeleuchtung bis zu 30% und nutzen das Licht schwacher Intensität besser aus, als die Lichtblätter.

4. Die Abnahme der Assimilationsfähigkeit mit dem Alter des Baumes, das wir früher bei der Kiefer beobachtet haben, wird auch teilweise bei den Versuchen mit der Eiche beobachtet.

5. Teilen wir die von uns erforschten Holzarten in lichtbedürftige, zu welchen die Kiefer, die Lärche, die Birke, die Weide, die Eiche gehören, und schattenertragende, wie die Fichte, die Tanne, die Linde, der Ahorn, die Rüster, so lässt sich die Arbeit des Assimilationsapparates der beiden Gruppen durch folgende Merkmale charakterisieren:

a. duch die relative Assimilationsfähigkeit auf verschiedenen Belichtungsstufen: mit der Lichtabnahme ändert sich das Verhältnis der Assimilierungsfähigkeit zugunsten der schattenertragenden Arten.

b. durch die Lage des Lichtoptimums der Assimilation: bei den lichtbedürftigen fällt das Optimum auf das volle Sonnenlicht, bei den schattenertragenden erstreckt sich das Optimum oft auf zwei Belichtungsstufen: auf die höchste und die mittlere;

c. nach der Lage des Kompensationspunktes: je besser die Holzart den Schatten verträgt, desto niedriger die Belichtungsstufe, die für die Lage ihres Kompensationspunktes nötig ist; einige Abweichung von dieser Regel zeigt die Birke, die in Betreff der Lage des Kompensationspunktes eine Zwischenstellung unter den lichtbedürftigen und den schattenertragenden Arten einnimmt.

6. Die Laubholzarten haben im allgemeinen eine höhere Assimilationsfähigkeit, als die Nadelhölzer: maximale Assimilationsgrössen bis zu 200 *mg* CO_2 in 1 Stunde auf 50 cm^2 ergeben die am meisten lichtbedürftigen und schnellwachsenden Laubholzarten, die Weide und die Birke; in der Fähigkeit der Ausnutzung von minimaler Belichtung gehen im allgemeinen die Laubhölzer weiter, als die Nadelhölzer.

7. Die „reine" Assimilation (Sofern sie sich durch die Atmungskorrektion bestimmen lässt) ist bei schwacher Belichtung bei den verschiedenen Arten ungleich, doch ist eine deutliche Abhängigkeit von Lichtbedürftigkeit und Schattenerträgnis, wie solches Lubimenko beobachtete, bei erhöhtem CO_2-Gehalt, nicht festgestellt worden.

8. Die Atmungsintensität und der Chlorophyllgehalt zeigen kein deutliches Verhältnis zur Schattenerträgnis der Holzarten.

9. Nach der Assimilationsfähigkeit kann man bei den Nadel- und Laubholzarten 2 Typen unterscheiden: solche mit hoher und solche mit niedriger Assimilationsfähigkeit; zum ersten Typus gehören die lichtbedürftigen Kiefer, Lärche, Birke, Weide und die schattenertragenden Tanne und Linde, zum zweiten die Fichte, die Rüster, der Ahorn, die Eiche.

10. Der Unterschied in der Assimilationsfähigkeit der Kiefer und der Fichte hängt von einer Reihe von Ursachen ab, von welchen die Spaltöffnunganzahl erwähnt sein möge: bei der Kiefer gibt es ihrer zweimal mehr, als bei der Fichte. Wieweit die Assimilationsfähigkeit anderer Arten von der Anzahl der Spaltöffnungen abhängt, müssen noch spätere Untersuchungen feststellen.

11. Die Ursachen der sogenannten Stammreinigung mit der Absterbezone sind kompliziert. Sie sind abhängig erstens von der Assimilationsbilanz und dem Atmen der sich entwickelnden Triebe, zweitens von der formativen Lichtwirkung, drittens von der Korrelation des Wachstums, viertens vom Kampf mit den höhersitzenden Trieben um die mineralische Ernährung und das Wasser. In den einzelnen Fällen kann dieser oder jener Faktor vorwiegen.

12. Die Schattenerträgnis der Holzarten hängt im allgemeinen von denselben Ursachen ab, wie auch die Schattenerträgnis der Triebe bei der Stammreinigung, mit dem Unterschied blos, dass a) die minimale Belichtung, die zum Leben des ganzen Baumes nötig ist, höher sein muss, als es für die Entwickelung der einzelnen Triebe verlangt wird; b) die Korrelation und die Konkurrenz unter den einzelnen Trieben um die mineralische Nahrung und das Wasser durch die Konkurrenz unter den Bäumen des Bestandes um dieselben Stoffe ersetzt wird.

13. Die relative Lichtstärke in der Absterbezone ist nicht immer die Anzeige für den Lichtbedarf des ganzen Baumes. Für eine richtige Bestimmung des Schattenerträgnisses ist auch eine Bestimmung der Kompensationspunkte und der Versuch mit künstlicher Beschattung nötig.

ТАБЛИЦА 1

Ассимиляционная способность сосны и ели на прямом солнечном свету (световая хвоя двухлетняя)

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t в теч. опыта в °С		Относит. влажность в % %		Состояние неба Солнце S Облачность B	Конц. CO_2 в *мг* на 1 *л*	Кол. погл. CO_2		Свежий вес в *г*	Колич. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., 1 *г* св. веса и исх. конц. CO_2		Соотношение асс. велич. Сосна = 1
			Снаружи	в колбах	7^h	13^h			Абсолютн. в *мг*	в % %		Сосна	Ель	
1928 г.														
11-VI	Сосна . .	$13^h\ 1' — 13^h\ 11'$	21 — 22°	21 — 24°	98	66	$S_{3-4}B_8$ Ci,CiCu	0,59	1,34	57,6	2,70	4,18	1,25	1 . 0,30
	Ель . . .	$13^h\ 0' — 13^h\ 10'$							0,47	20,3	2,53			
15-VI	Сосна . .	$11^h\ 11' — 11^h\ 21'$	17 — 18°	20 — 21°	71	36	S_4 $B_{0,5}$	0,60	0,70	30,0	1,16	4,24	1,75	1 : 0,41
	Ель . . .	$11^h\ 10' — 11^h\ 20'$							0,43	18,3	1,65			
29-VI	Сосна . .	$15^h\ 18' — 15^h\ 28'$	19°	20 — 21°	95	81	S_{2-4} B_5 Cu	0,59	1,07	45,8	1,93	4,35	1,71	1 : 0,39
	Ель .	$15^h\ 17' — 15^h\ 27'$							0,33	15,9	1,26			
4-VII	Сосна . .	$12^h\ 36' — 12^h\ 46'$	21 — 22°	21 — 23°	94	58	S_3B_7 Ci Cu	0,58	0,849	37,2	1,05	6,00	2,04	1 : 0,34
	Ель . . .	$12^h\ 37' — 12^h\ 47'$							0,294	12,9	0,925			
6-VII	Сосна . .	$12^h\ 12' — 12^h\ 18'$	21 — 22°	21 — 23°	85	60	S_{4-3} B_3 Ci Cu	0,60	0,693	30,0	1,45	5,62	3,46	1 : 0,61
	Ель . . .	$12^h\ 13' — 12^h\ 19'$							0,412	17,8	1,30			
20-VIII	Сосна . .	$12^h\ 28' — 12^h\ 38'$	19 — 21°	20 — 23°	86	51	S_{4-2} B_5 Cu	0,575	0,654	29,6	1,15	4,04	2,36	1 : 0,58
	Ель . . .	$12^h\ 28' — 12^h\ 38'$		20 — 23,5°					0,40	18,3	1,12			
20-VIII	Сосна . .	$14^h\ 13' — 14^h\ 23'$	18,5 — 21°	19 — 21,5°	86	51	S_{3-4} B_5 Cu	0,575	0,685	36,5	1,42	3,58	2,20	1 : 0,61
	Ель . . .	$14^h\ 13' — 14^h\ 23'$							0,380	19,5	1,20			
22-VIII	Сосна . .	$12^h\ 32' — 12^h\ 37'$	24 — 23,5°	25 — 25,5°	99	59	S_4B_4Cu	0,58	0,423	19,0	1,37	4,12	2,17	1 : 0,53
	Ель . . .	$12^h\ 32' — 12^h\ 37'$		25 — 24,5°					0,262	11,7	1,54			
1929 г.												4,51	2,12	1 0,47
27-V	Сосна .	$12^h\ 35' — 12^h\ 45'$	29 — 28°	26 — 28°	49	32	S_4B_2Ci	0,49	0,265	14,28	0,94	1,82	0,52	1 : 0,23
	Ель . . .	$12^h\ 32' — 12^h\ 42'$							0,09	6,12	1,06			
14-VI	Сосна . .	$11^h\ 14' — 11^h\ 24'$	20 — 21°	20 — 21°	73	60	$S_{3-2}B_{10}$ St	0,53	0,664	32,07	1,35	3,48	1,44	1 : 0,41
	Ель . . .	$11^h\ 16' — 11^h\ 26'$							0,43	28,30	2,00			
14-VI	Сосна . .	$11^h\ 30' — 11^h\ 40'$	20 — 21°	20 — 21°	73	60	$S_{3-2}B_{10}$ St	0,53	0,495	24,53	1,10	3,07	0,75	1 : 0,24
	Ель . . .	$11^h\ 32' — 11^h\ 42'$							0,174	9,43	1,46			
17-VI	Сосна . .	$10^h\ 59' — 11^h\ 09'$	21,5°	21 — 22°	77	44	$S_{4-3}B_3$ CiSt	0,54	0,675	31,48	1,36	3,53	2,19	1 : 0,62
	Ель . . .	$11^h\ 00' — 11^h\ 10'$							0,434	29,53	1,32			
17-VI	Сосна . .	$13^h\ 16' — 13^h\ 26'$	23°	23°	77	44	S_4B_0	0,54	0,447	29,53	1,35	2,21	1,60	1 : 0,72
	Ель . . .	$13^h\ 18' — 13^h\ 28'$							0,29	16,6	1,16			
20-VI	Сосна . .	$12^h\ 23' — 12^h\ 33'$	22 — 23°	22 — 23°	80	53	S_3B_9 Ci St	0,52	0,54	25,96	1,41	2,64	1,26	1 0,48
	Ель . . .	$12^h\ 24' — 12^h\ 34'$							0,20	9,2	0,97			
29-VIII	Сосна . .	$11^h\ 18' — 11^h\ 30'$	18 — 19°	18 — 20,5°	88	54	S_4B_0	0,52	0,814	38,4	1,28	3,53	2,24	1 : 0,57
	Ель . . .								0,566	26,9	1,46			
30-VIII	Сосна . .	$15^h\ 12' — 15^h\ 27'$	18,5–18,8°	18 — 21°	88	59	S_4B_0	0,52	0,729	34,6	1,15	3,07	0,94	1 : 0,36
	Ель . . .								0,312	13,4	1.33			
												2,97	1,37	1 : 0,45

ТАБЛИЦА 2

Ассимиляционная способность световой хвои сосны и ели на рассеянном свету при сплошь облачн. небе

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t в теч. опыта в °С		Относит. влажность в % %		Состояние неба. Солнце S. Облачность B	Конц. CO_2 в *мг* на 1 *л*	Кол. погл. CO_2		Свежий вес в *г*	Колич погл. CO_3 в *мг* расч. на 1ч. 1г св. веса и исх. конц. CO_2		Соотношение асс. величин. Сосна = 1
			Снаружи	в колбах	7^h	13^h			Абсолютн. в *мг*	в % %		Сосна	Ель	
1928 г.							Освещение свыше 30% полного							
12-VI	Сосна .	$12^h\,48'$—$12^h\,58'$	15°	17,5°			$S_{0-1}B_{10}$	0,59	0,98	42,4	1,20	6,30		1 : 0,23
	Ель . .	$12^h\,47'$—$12^h\,57'$		18°					0,39	16,9	1,74		1,48	
28-VI	Сосна .	$11^h\,25'$—$11^h\,35'$	20°	22°	87	64	$S_{0-2}B_9$	0,60	0,77	33,3	1,18	4,68		1 : 0,53
	Ель . .	$11^h\,24'$—$11^h\,34'$							0,50	21,7	1,31		2,50	
29-VI	Сосна .	$12^h\,40'$—$12^h\,55'$	16°	19°	95	81	$S_{0-1}B_{10}$	0,61	1,09	45,9	1,32	4,27		1 : 0,50
	Ель . .	$12^h\,39'$—$12^h\,44'$							0,72	31,1	1,58		2,15	
16-VII	Сосна .	$11^h\,9'$—$11^h\,19'$	20°	23°	64	52	$S_{0-2}B_{9-8}$	0,58	0,526	23,1	0,925	3,86		1 : 0,55
	Ель . .	$11^h\,10'$—$11^h\,20'$							0,39	17,2	1,21		2,13	
														1 : 0,45
							Освещение около 20% полного							
21-VII	Сосна .	$11^h\,30'$—$11^h\,40'$	10°	11°			$S_0\,B_{10}$ дождь	0,586	0,358	15,9	1,265	1,85		1 : 1,06
	Ель . .								0,304	13,5	0,99		1,97	
4-VIII	Сосна .	$12^h\,46'$—$12^h\,56'$	14°	15,1°	88	82	$S_0\,B_{10}$ дождь	0,584	0,623	28,1	2,42	1,80		1 : 0,89
	Ель . .	$12^h\,47'$—$12^h\,57'$							0,431	19,2	1,78		1,61	
1929 г. 21-V	Сосна .	$13^h\,19'$—$13^h\,31'$	10°	10,8°	86	95	$S_0\,B_{10}$ дождь очень пасмурно	0,49	0,217	4,49	1,94	0,58		1 : 1,31
	Ель . .								0,328	16,32	2,34		0,76	
21-V	Сосна .	$13^h\,22'$—$13^h\,34'$	10°	10,8°	86	95	$S_0\,B_{10}$ дождь очень пасмурно	0,49	0,381	18,36	2,59	0,81		1 : 0,69
	Ель . .								0,302	15,10	2,92		0,56	
												3,02	1,65	1 : 0,99
1928 г.							Освещение около 10% полного (в тени группы больших елей)							
30-VI	Сосна .	$10^h\,54'$—$11^h\,54'$	$15^1/_2°$—$16^1/_2°$	17°	87	63	$S_{2-4}\,B_5$	0,57	0,63	28,1	1,38	0,53		1 : 1,15
	Ель .	$10^h\,55'$—$11^h\,55'$							0,59	22,8	1,12		0,61	
30-VI	Сосна .	$11^h\,37'$—$12^h\,37'$	$17^1/_2°$	18°	87	63	$S_{4-3}\,B_6$	0,57	0,59	26,3	1,70	0,39		1 : 1,13
	Ель . .	$11^h37^1/_2'$—$12^h37^1/_2'$							0,565	28,1	1,51		0,44	
2-VII	Сосна .	$11^h\,33'$—$12^h\,33'$	$17^1/_2°$	18°	78	51	$S_{0-4}\,B_{8-4}$	0,57	0,567	30,5	0,84	0,79		1 : 0,85
	Ель . .	$11^h33^1/_2'$—$12^h33^1/_2'$							0,656	33,7	1,17		0,67	
														1 : 1,04

ТАБЛИЦА 3

Ассимил. способность сосны и ели в глубине елового насаждения (теневая хвоя)

Число и месяц.	Опытный материал	Время опыта	t° С в течен. опыта: Снаружи	t° С в течен. опыта: В колбах	Относит. влажн. в %: 7h	Относит. влажн. в %: 13h	Состояние неба: облачность В, солнце S	Конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Кол. погл. CO_2: Абсолютн. в *мг*	Кол. погл. CO_2: в %	Свежий вес в *г*	Колич. пог. CO_2, в мг. расч. на 1 ч. 1 *г* св. в. и исх. конц. CO_2: Сосна	Колич. пог. CO_2, в мг. расч. на 1 ч. 1 *г* св. в. и исх. конц. CO_2: Ель	Соотн. ассим. Сосна = 1	Кол. погл. и выд. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. 1 *г* св. в. и исх. конц. CO_2 с поправкой на дыхание: Сосна	Кол. погл. и выд. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. 1 *г* св. в. и исх. конц. CO_2 с поправкой на дыхание: Ель
A.		Освещение 1—2% полного														
1928 г 14-VII.	Сосна . .	10h 40′—11h 40′	22,5°	22,5°	86	77	S_{4-3} B_4 CiSt, CiCu	0,57	−0,212	1,0	1,58	−0,134			0,156	
	Ель . . .	10h 41′—11h 41′							0,0847	3,9	0,95		0,09			0,230
17-VII	Сосна . .	11h 21′—12h 21′	20,8°	21,0°	71	38	S_4 B_3 Cu	0,57	0,000	0,0	0,97	0,000			0,290	
	Ель . . .	11h 22′—12h 22′							0,113	5,8	1,27		0,09			0,230
"	Сосна . .	11h 23′—12h 23′	"	"	"	"	"	"	−0,077	3,5	1,12	−0,07			0,22	
	Ель . . .	11h 24′—12h 24′							0,0385	1,7	1,21		0,032			0,172
18-VII	Сосна . .	12h 20′—13h 20′	21,2°	21,8°	83	32	S_4 B_1 Cu	0,564	−0,170	0,9	1,21	−0,14			0, 150	
	Ель . .	12h 21′—13h 21′							0,082	4,2	0,94		0,085			0,225
28-VII	Сосна . .	13h 24 —14h 24′	19 — 18	19 — 18°	97	78	S_{4-3} B_8 CiCu, Cu	0,57	0,130	5,8	1,655	0,08			0,37	
	Ель . . .	13h 25′—14h 25′							0,196	8,8	0,920		0,22			0,36
29-VII	Сосна . .	12h 41′—13h 41′	21,0°	21,0°	100	67	S_{0-4} B_{8-6} Cu	0,56	−0,223	10,3	1,410	−0,158			0,132	
	Ель . . .	12h 42′—13h 42′							0,3465	15,5	1,170		0,32			0,460
11-IX	Сосна . .	13h 24′—14h 24′	16,2—15°	16,2—16°	96	77	S_{0-4} B_{5-6} Cu	0,57	0,000	0,00	1,49	0,00			0,29	
	Ель . . .	13h 25′—14h 25′							0,1078	4,6	1,13		0,10			0,24
												— 0,06	0,134		0,23	0,274
B.		Освещение 4—5% полного												Соотн. ассим. Сосна = 1		
18-VII	Сосна . .	12h 22′—13h 22′	21,5°	21 — 24°	83	32	S_4 B_1 Cu	0,564	0,3465	15,4	0,93	0,40		1 : 1,45		
	Ель . . .	12h 23′—13h 23′							0,450	20,0	0,86		0,58			
24-VII	Сосна . .	12h 25′—13h 25′	18,0°	18 — 19°	86	47	S_{3-2} B_8 CiSt, Cu	0,564	0,890	39,7	1,52	0,74		1 : 0,93		
	Ель . . .								0,420	18,7	0,67		0,69			
24-VII	Сосна . .	12h 30′—13h 30′	18,0°	18,0°	86	47	"	— " —	0,604	26,9	1,72	0,41		1 : 1,68		
	Ель . . .	12h 31′—13h 31′							0,370	16,4	0,58		0,69			
28-VII	Сосна . .	13h 9′—14h 9′	19—20°	19 — 20°	97	78	S_{4-3} B_8 CiCu, Cu	0,57	0,424	22,3	1,35	0,35		1 : 1,57		
	Ель . . .	13h 10′—14h 10′							0,570	29,3	1,215		0,55			
												0,47	0,63	1 : 1,41		

ТАБЛИЦА 4

Ассимиляционная способность сосны и ели (теневая хвоя)

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t в теч. опыта в °С: Снаружи	t в теч. опыта в °С: в колбах	Относит. влажность в % %: 7h	Относит. влажность в % %: 13h	Состояние неба: Солнце S Облачность B	Конц. CO_2 в мг на 1 л	Кол. погл. CO_2: Абсолютн. в мг	Кол. погл. CO_2: в % %	Свежий вес в г	Колич. погл. CO_2 в мг расч. на 1 ч., 1 г св. веса и исх. конц. CO_2: Сосна	Колич. погл. CO_2 в мг расч. на 1 ч., 1 г св. веса и исх. конц. CO_2: Ель	Соотношен. асс. велич. Сосна=1
1928 г.		На прямом солнечном свету												
4-VII	Сосна	10h 53′ — 11h 03′	20 — 22,5°	20 — 24°	94	58	$S_{4-3}B_6Cu,CuNi,Ci.$	0,58	0,303	16,0	0,73	2,70	2,07	1 : 0,77
	Ель	10h 54′ — 11h 04′							0,24	12,1	0,74			
4-VII	Сосна	11h 54′ — 12h 04′	20 — 22,5°	20 — 24°	94	58	S_3 B_3 Cu, Ci	0,58	0,597	26,7	1,33	3,10	2,75	1 : 0,89
	Ель	11h 56′ — 12h 06′							0,358	16,0	0,85			
6-VII	Сосна	13h 12′ — 13h 22′	21°	20 — 24°	85	60	S_4 B_2 Ci, Cu	0,60	0,712	30,3	1,825	4,60	3,12	1 : 0,68
	Ель	13h 14′ — 13h 24′							0,35	15,2	1,21			
9-VII	Сосна	10h9,5′—10h19,5′	19 — 20°	19 — 21°	75	52	S_{4-3} B_2 CiCu	0,58	0,404	18,1	1,0	2,66	1,53	1 : 0,58
	Ель	10h 10′ — 10h 20′							0,246	11,0	1,02			
9-VII	Сосна	12h 26′ — 12h 36′	21°	20 — 23°	75	52	S_4 B_1, Ci, Cu	0,58	0,582	25,3	1,44	2,78	1,65	1 : 0,59
	Ель	12h 27′ — 12h 37′							0,235	10,3	0,90			
18-VII	Сосна	12h 44′ — 12h 54′	24 — 25°	24 — 25°	83	32	S_4 B_1, Cu	0,584	0,577	25,7	1,14	3,50	0,72	1 : 0,20
	Ель	12h 45′ — 12h 55′							0,104	4,6	0,89			
13-VIII	Сосна	11h 25′ — 11h 35′	24 — 25°	24 — 25°	99	58	$S_{4-3}B_{6-5}$	0,57	0,393	17,5	1,19	2,18	1,10	1 : 0,50
	Ель	10h 41′ — 10h 51′							0,184	8,2	1,05			
												3,07	2,04 [1]	1 : 0,66
		На рассеянном свету при сплошь облачном небе												
16-VII	Сосна	10h 41′ — 10h 51′	20°	23 — 24°	64	52	S_{0-3-0} $B_{9,5}$ CuNi	0,58	0,424	22,4	1,425	2,01	2,16	1 : 1,07
	Ель	10h 42′ — 10h 52′							0,3175	16,0	0,96			
16-VII	Сосна	12h 49′ — 12h 59′	20,5°	26°	64	52	S_{0-2-0} B_9	0,58	0,404	18,1	1,345	1,98	1,39	1 : 0,70
	Ель	12h 50′ — 13h 00′							0,323	14,5	1,50			
19-VII	Сосна	13h 06′ — 13h 14′	19°	23°	74	51	S_0 B_9 CuNi	0,584	0,40	17,8	1,125	2,93	2,54	1 : 0,87
	Ель	13h6,5′—13h14,5′							0,373	16,6	1,205			
19-VII	Сосна	13h 07′ — 13h 15′	19°	23°	74	51	C13h14′ S_{3-4}	0,584	0,4466	19,9	1,155	3,23	2,11	1 : 0,65
	Ель	13h 08′ — 13h 16′							0,323	14,4	1,24			
4-VIII	Сосна	12h 44′ — 12h 59′	14°	15,2°	88	82	S_0 B 1o	0,584	0,37	16,6	1,03	1,59	2,06	1 : 1,29
	Ель	12h 45′ — 13h 00′		15,0°					0,412	18,3	0,885			
4-VIII	Сосна	12h 48′ — 13h 03′	13,8	15°	88	82	S_0 B 1o	0,584	0,33	17,3	1,01	1,43	1,42	1 : 1,00
	Ель			15°					0,348	17,4	1,08			
												2,20	1,95	1 : 0,93

[1] При расчете средней величины исключен опыт 18-VII.

ТАБЛИЦА 5

Ассимиляционная способность сосны и пихты на полном солнечном свету (световая хвоя, двухлетняя)

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t втеч. опыта в °С		Относит. влажность в % %		Состояние неба Солнце S Облачность B	Конц. CO_2 в *мг* на 1 *л*	Кол. погл. CO_2		Свежий вес в *г*	Колич. погл. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч., 1 *г* св. веса и исх. конц. CO_2		Соотношен. асс. велич. Сосна = 1
			Снаружи	В колбах	7^h	13^h			Абсолютн. в *мг*	в % %		Сосна	Пихта	
1929 г.														
25-V	Сосна . .	$9^h\,59' — 10^h\,9'$	23,5—25°	22—25°	68	34	$S_1 B_0$	0,52	0,428	21,1	1,18	2,38	2,00	1 : 0,84
	Пихта . .	$10^h\,0' — 10^h\,10'$							0,371	19,2	1,51			
27-V	Сосна . .	$12^h\,35' — 12^h\,45'$	29—28°	28,0°	49	32	$S_4 B_2$ Ci	0,49	0,265	14,3	0,94	1,82	1,50	1 : 0,82
	Пихта . .	$12^h\,32' — 12^h\,42'$							0,219	12,2	0,93			
11-VI	Сосна . .	$11^h\,47' — 11^h\,57'$	18,0°	20,0°	75	47	$S_4 B_0$	0,565	0,673	39,8	1,98	2,44	1,63	1 : 0,67
	Пихта . .	$11^h\,46' — 11^h\,56'$							0,299	23,9	1,20			
12-VI	Сосна . .	$12^h\,26' — 12^h\,36'$	18,0°	20,0°	77	52	$S_4 B_3$ Cu	0.55	0,890	40,0	2,02	3,32	3,10	1 : 0,93
	Пихта . .	$12^h\,27' — 12^h\,37'$							0,568	25,4	1,26			
12-VI	Сосна . .	$12^h\,50' — 13^h\,0'$	18,0°	20,0°	77	52	$S_4 B_3$ Cu	0,55	0,920	41,8	1,98	3,40	3,07	1 : 0,90
	Пихта . .								0,460	20,9	1,00			
13-VI	Сосна . .	$11^h\,26' — 11^h\,36'$	19—21°	19—21°	77	37	$S_4 B_4$ Cu	0,54	0,478	22,2	1,49	2,16	2,79	1 : 1,29
	Пихта . .	$11^h\,27' — 11^h\,37'$							0,443	20,4	1,07			
13-VI	Сосна . .	$11^h\,51' — 12^h\,1'$	19—21°	19—21°	77	37	$S_4 B_3$ Cu	0,54	0,528	24,1	1,69	2,15	2,39	1 : 1,11
	Пихта . .	$11^h\,50 — 12^h\,0'$							0,482	22,2	1,36			
15-VI	Сосна . .	$11^h\,30' — 11^h\,40'$	25—26°	25°	59	38	$S_4 B_0$	0,53	0,414	19,3	1,63	1,68	1,89	1 : 1,12
	Пихта . .	$11^h\,31' — 11^h\,41'$							0,428	19,7	1,51			
17-VI	Сосна . .	$10^h\,58' — 11^h\,8'$	21,5°	21—22°	77	44	$S_{4-3} B_1$ CiStFrCu	0,54	0,675	30,9	1,36	3,53	4,52	1 : 1,28
	Пихта . .	$10^h\,59' — 11^h\,9'$							0,735	33,7	1,17			
17-VI	Сосна . .	$13^h\,16' — 13^h\,26'$	23,0°	23,0°	77	44	$S_4 B_0$	0,535	0,447	20,5	1,35	2,21	2,67	1 : 1,21
	Пихта . .	$13^h\,19' — 13^h\,29'$							0,525	25,6	1,345			
19-VI	Сосна . .	$11^h\,6' — 11^h\,16'$	21—21,5°	21—21,5°	81	51	$S_4 B_1$ Ci Cu	0,54	0,620	28,7	1,78	2,43	2,34	1 : 0,96
	Пихта	$11^h\,7' — 11^h\,17'$							0,411	18,8	1,12			
11-VII	Сосна . .	$12^h\,0' — 12^h\,10'$	23,0°	23—24°	85	54	$S_4 B_1$ Cu	0,50	0,354	17,7	1,19	2,06	2,10	1 : 1,02
	Пихта . .	$12^h\,1' — 12^h\,11'$							0,408	20,3	1,30			
1930 г.														
13-VIII	Сосна . .													
	Пихта (A. balsamea)	$10^h\,55' — 11^h\,3'$	21,0°	23—24°	86	58	$S_{4-2-4} B_5$ CuCuNi	0,53	0,400	18,9	1,01	3,29	3,62	1 : 1,10
									0,640	30,2	1,56			
13-VIII	Сосна . .													1 : 1,08
	Пихта (A. balsamea)	$11^h\,15' — 11^h\,24'$	20,0°	22—24°	86	58	$S_{4-2-0-2-4} B_7$ Cu	0,53	0,415	18,9	1,15	2,66	2,88	
									0,746	34,0	2,08			
												2,54	2,61	1 : 1,02

ТАБЛИЦА 6

Ассимил. способность сосны и пихты на рассеянном свету при сплошь облачном небе

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в °С втечение опыта: снаружи	t в °С втечение опыта: в кодбах	Относительн. влажн в %: 7h	Относительн. влажн в %: 13h	Состояние неба; Солнце S Облачность B	Конц. CO_2 воздуха в мг. на 1 л.	Колич. погл. CO_2: Абсолютн. в мг.	Колич. погл. CO_2: в % %	Свежий вес в г	Колич. погл. CO_2 в мг расч. на 1 ч. 1 г св. веса и исх. конц. CO_2: Сосна	Колич. погл. CO_2 в мг расч. на 1 ч. 1 г св. веса и исх. конц. CO_2: Пихта	Соотнош. асс. велич. Сосна = 1
1930 г.														
12-VIII	Сосна	10h 15′ — 10h 25′	19—19,8	20—22°	97	77	S_0 B_{10} StCu CuNi	0,55	0,584	26,5	1,67	2,41		
	Пихта								0,908	41,3	1,48		4,62	1 : 1,92
12-VIII	Сосна	10h 22′ — 10h 32′	19,8°	22—23°	97	77	S_0 B_{10} StCu CuNi	0,55	0,550	24,2	1,74	2,16		
	Пихта								0,988	44,9	1,53		4,51	1 2,08
12-VIII	Сосна	10h 38′ — 10h 48′	19,2°	21—22°	97	77	S_0 B_{10} CuNi	0,55	0,370	16,4	1,525	1,58		
	Пихта								0,760	33,4	1,56		2,80	1 : 1,77
12-VIII	Сосна	10h 42′ — 10h 52′	19,0°	21,2— —20,8	97	77	S_0 B_{10} CuNi	0,55	0,370	16,4	1,63	1,47		
	Пихта								0,740	32,7	1,75		3,03	1 : 2,06
1929 г.														
25-VI	Сосна	12h 25′ — 12h 40′	14,8-15,2	16,4-17°	95	67	S_0 B_{10}	0,48	0,632	32,7	1,36	2,22		
	Пихта . . .	12h 26′ — 12h 41′							0,694	35,4	1,65		2,04	1 : 0,92
												1,97	3,40	1 : 1,75

ТАБЛИЦА 7

Ассимиляционная способность сосны и лиственницы на прямом солнечном свету (световая хвоя)

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в° С втечение опыта		Относительн. влажн. в %		Состояние неба: солнце S облачность B	Конц. CO_2 воздуха в *мг.* на 1 *л.*	Колич. погл. CO_2		Свежий вес в *г*	Колич. погл. CO_2 в *мг* расч. на 1 *г* свеж. вес. и исх. конц. CO_2		Соотн. ассим. вел. сосна=1
			Снаружи	В колбах	7h	13h			Абсолютн в *мг.*	в % %		Сосна	Листвен.	
1928 г														
9-VII	Сосна	10h 54′ — 11h 4′	21,0°	20—22°	75	52	$S_4 B_{0,5}$	0,58	0,826	43,6	1,79	3,55		
	Лиственница .	10h 55′ — 11h 5′							1,161	58,1	2,75		3,58	1 : 1,01
12-VII	Сосна	10h 36′ — 10h 46′	21—22°	20—23°	87	53	$S_4 B_{0,5}$	0,57	0,480	25,8	0,685	4,82		
	Лиственница ,	10h 37′ — 10h 47′							0,676	34,5	0,955		4,01	1 : 0,83
»	Сосна	14h 12′ — 14h 22′	21,0°	20—23°	»	»	» »	»	0,649	29,1	1,37	3,33		
	Лиственница .	14h 11′ — 14h 21′							0,638	29,5	1,58		2,84	1 : 0,85
13-VII	Сосна	10h 41′ — 10h 51′	22,3°	20—23,5°	97	56	$S_4 B_2$ CiSt	0,58	0,824	36,9	1,49	4,07		
	Лиственница .	10h 40′ — 10h 50′							1,113	49,8	1,38		6,43	1 : 1,58
»	Сосна	11h 48′ — 11h 58′	23,5—25°	23—25°	»	»	$S_{3-4} B_6$ CiSt	»	0,904	39,6	1,40	4,82		
	Лиственница .	11h 49′ — 11h 59′							0,887	39,0	1,53		4,32	1 : 0,89
»	Сосна	12h 32′ — 12h 38′	22,3°	22—23°	»	»	$S_{2-3} B_7$ CiSt	»	0,643	34,0	1,91	4,05		
	Лиственница .	12h 33′ — 12h 39′							0,604	30,5	1,56		4,57	1 : 1,13
1929 г														
17-VI	Сосна	10h 59′ — 11h 9′	21,5°	21—22°	77	44	$S_{2-3} B_3$ CiSt	0,54	0,675	30,9	1,36	3,53		
	Лиственница .	11h 0′ — 11h 10′							0,750	35,2	1,30		4,22	1 : 1,19
20-VI	Сосна	12h 22′ — 12h 32′	21,8-22,8°	21,8-22,8	80	53	$S_3 B_9$ CiSt	0,52	0,540	26,0	1,41	2,64		
	Лиственница .	12h 23′ — 12h 33′							0,553	21,1	1,22		3,04	1 : 1,15
1930 г														
12-VI	Сосна	9h 32′ — 9h 42′	22,0°	20,5°	78	52	$S_4 B_0$	0,49	0,514	26,5	1,23	2,88		
	Лиственница .	9h 29′ — 9h 39′							0,913	44,9	1,33		5,34	1 : 1,89
28-VI	Сосна	10h 25′ - 10h 33′	22,5°	20—24°	87	44	$S_4 B_4 Cu$	0,52	0,332	15,4	1,05	2,57		
	Лиственница .								0,874	40,4	1,44		5,71	1 : 2,22
												3,63	4,41	1 : 1,27

ТАБЛИЦА 8

Ассим. способность свет. хвои сосны и лиственницы открыто на расс. свету при сплошь облачн. небе

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t в° С втеч. опыта: снаружи	t в° С втеч. опыта: в колбах	Относ. влажность в %%: 7h	Относ. влажность в %%: 13h	Состояние неба солнце S облачн. B	Конц. CO^2 воздуха мг/л: до опыта	Конц. CO^2 воздуха мг/л: после опыта	Колич. погл. CO_2: абсол. в мг	Колич. погл. CO_2: в %%	Свежий вес в г	Колич. погл. CO_2, пересч. на 1 час, 1 г св. веса и исх. конц. CO_2, в мг		Соотношение ассим. величин. Сосна-1
25-VII	Сосна	12h 37′—12h 57′	12,2°	13,8°	78	70	S_0 B_{10} дождь	0,587	0,353	0,785	39,9	1,865	1,58		
	Лиственница								0,244	1,32	58,4	1,985		2,81	1 : 1,78
25-VII	Сосна	12h 43′—13h 3	12—13	13,8°	»	»	» »	0,587	0,40	0,734	31,8	1,72	1,50		
	Лиственница								0,348	0,84	40,7	1,80		1,86	1 : 1,24
25-VII	Сосна	12h 50′—13h 10′	13°	14°	»	»	» »	0,587	0,327	0,848	44,3	1,67	1,96		
	Лиственница								0,288	1,021	50,9	1,32		3,26	1 : 1,66
28-VII	Сосна	11h 43—11h 59′	16—17	19,6°	97	78	S_0 B_{10}	0,57	0,36[1]	0,808	35,8	1,465	2,69		
	Лиственница	11h 44—12h 0′		19,3°					0,366	0,785	35,8	1,20		2,99	1 : 11
28-VII	Сосна	11h 45—12h 0′	16—17	19,7°	»	»	»	0,57	0,326	0,94	42,8	1,41	3,39		
	Лиственница	11h 46—12h 1′		19,0°					0,25	1,23	56,1	1,49		4,59	1 : 1,35
													2,22	3,10	1 : 1,43

ТАБЛИЦА 9

Ассимиляц. способность теневой хвои сосны и лиственницы

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в° С втечен. опыта: сн. ружи	t в° С втечен. опыта: в колбах	Относит. влажн. в %%: 7h	Относит. влажн. в %%: 13h	Состояние неба солнце S облачн. B	Конц. CO_2 воздуха *мг/л*: до опыта	Конц. CO_2 воздуха *мг/л*: после опыта	Колич. поглощенн. CO_2: абсол. в *мг.*	Колич. поглощенн. CO_2: в %%	Свежий вес в *г*	Кол. погл. CO_2 пересч. на 1 ч, 1 *г* св. в. исх. конц. CO_2 в *мг.*: Сосна	Кол. погл. CO_2 пересч. на 1 ч, 1 *г* св. в. исх. конц. CO_2 в *мг.*: листвен-ница.	Соотнош. ассим. велич. Сосна=1
1928 г.		На прямом солнечном свету.													
22-VIII	Сосна	11h 5′ — 11h 15′	23,8 – 22,5°	20—24°	99	59	S_4(бледн.)	0,58	0,498	0,264	14,1	1,16	1,47		
	Листв.			20—22,5°			B_1		0,402	0,402	30,7	0,975		2,95	1 : 2,0
22-VIII	Сосна	12h 11′ — 12h 21′	24—23°	25,0°	»	»	S_4(3)	0,58	0,514	0,255	11,4	0,76	2,14		
	Листв.			24,0°			B_{2-3} Cu		0,489	0,353	15,7	0,62		3,72	1 : 1,74
1929 г.															
26-VII	Сосна	12h 53′ — 13h 8′	20—21°	19 — 24°	91	63	S_4 B_3 Cu	0,50	0,45	0,178	10,0	0,37	2,01		
	Листв.	12h 54′ — 13h 9′							0,44	0,212	12,0	0,31		2,89	1 : 1,43
5-VIII	Сосна	12h 20′ 12h 30′	22,6—23°	23,5°	78	51	S_4 B_1 Ci	0,515	0,48	0,151	6,79	0,59	1,60		
	Листв.								0,45	0,264	12,62	0,44		3,60	1 : 2,24
17-VIII	Сосна	11h 41′ — 11h 53′	20—22,5°	21 — 24°	89	48	S_4 B_1 Cu	0,53	0,40	0,520	24,52	1,20	2,50		
	Листв.	12h 5′ — 12h 17′							0,39	0,484	26,41	0,60		4,65	1 : 1,86
													1,94	3,56	1 : 1,85
		На рассеянном свету при сплошь облачном небе.													
23-VII	Сосна	12h 6′ — 12h 36′	19 – 19,5°	22 — 23°	90	85	S_0 B_{10}	0,53	0,32	0,99	39,62	0,79	3,44		
	Листв.	12h 5′ — 12h 35′							0,236	1,126	57,17	0,685		4,47	1 : 1,30
5-VIII	Сосна	10h 35′ — 10h 45′	20—21°	22°	78	51	S_{1-2} B_{10}	0,515	0,48	0,144	6,69	0,43	2,10		
	Листв.								0,47	0,185	8,77	0,33		3,36	1 : 1,60
10-VIII	Сосна	14h 12′ — 14h 32′	18,5—20,5°	20 — 22°	94	85	S_0 B_{10}	0,495	0,487	0,032	1,62	0,42	1,23		
	Листв.	14h 13′ — 14h 33′							0,427	0,271	14,74	0,52		1,68	1 : 1,36
10-VIII	Сосна	14h 14′ —14h 34′	18,5—20,5°	20 — 22°	»	»	»	»	0,46	0,144	7,07	0,36	1,20		
	Листв.	14h 15′ — 14h 35′							0,46	0,144	7,07	0,26		1,85	1 : 1,54
													1,99	2,84	1 : 1,45

ТАБЛИЦА 10

Ассимиляционная способность березы и липы на полном солнечном свету (световые листья)

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t в° С втечение опыта: снаружи	t в° С втечение опыта: в колбах	Относит. влажн. в процент.: 7h	Относит. влажн. в процент.: 13h	Состояние неба солнце S облачность B	Исх. конц. CO_2 воздуха в *м* на 1 *л*	Колич. погл. CO_2: абсол. в *мг*	Колич. погл. CO_2: в %	Свеж. вес в *г*	Поверхность в *см²*	Колич. поглощ. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. вес: Береза	Колич. поглощ. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. вес: Липа	Соотношен асс. величин. Береза = 1.	Колич поглощ. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Береза	Колич поглощ. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Липа	Соотношен. ассим вел. Береза = 1
1930 г																		
10-VI	Береза . .	10h 34′—10h 44′	18,0°	20,0°	85	52	S_4 B_4 Ci Cu, Cu	0,52	1,134	51,9	1,26	76	7,28		1 : 0,97	6,04		1 : 0,66
	Липа . . .	10h 32′—10h 42′							0,65	30,8	0,65	56		7,09			4,00	
12-VI	Береза . .	10h 18′—10h 28′	24,0°	22,0°	78	52	S_4 B_0	0,49	0,875	42,8	0,72	55	9,25		1 : 0,65	6,05		1 : 0,49
	Липа . . .	10h 12′—10h 22′							0,79	38,8	0,98	98		6,00			3,00	
25-VI	Береза . .	10h 0′—10h 6′	22,0°	22,5°	93	62	$S_{4-2}B_5$ Cu	0,50	0,33	16,0	0,90	50	4,00		1 : 0,86	3,60		1 : 0,58
	Липа . . .	9h 59′– 10h 5′							0,20	10,0	0,61	50		3,44			2,10	
27-VI	Береза . .	11h 23′—11h 31′	21,0°	20—23	84	55	S_4B_4 Cu, Cu Ni	0,52	0,67	30,8	0,69	50	8,58		1 : 0,97	5,92		1 : 0,85
	Липа . . .								0,50	23,1	0,52	42		8,30			5,04	
28-VI	Береза . .	9h 23′—9h 31′	22—21	23—22	87	44	$S_{4-3}B_4$ Cu, CiSt	0,52	0,50	23,1	0,51	47	8,23		1 : 0,96	4,47		1 : 0,97
	Липа . . .								0,52	25,0	0,56	51		7,89			4,33	
3-VII	Береза . .	9h 20′—9h 28′	18,0°	20,5°	85	67	$S_{0-4}B_8$	0,54	0,83	37,0	0,65	54	11,77		1 : 0,90	7,08		1 : 0,87
	Липа . . .								0,75	33,3	0,64	53		10,55			6,18	
8-VII	Береза . .	10h 50′—10h 57′	24,0°	24—23	98	63	$S_{4-3}B_7$ Cu, CiSt	0,54	0,78	35,1	0,63	51	12,92		1 : 0,96	7,98		1 : 0,89
	Липа . . .								0,82	37,0	0,71	51		12,36			7,09	
»	Береза . .	11h 41′—11h 51′	25,0°	25-23-25	»	»	$S_{4-2-4}B_6$ Cu, CiSt	»	0,944	42,6	0,64	52	11,24		1 : 0,75	6,92		1 : 0,71
	Липа . . .								0,74	33,3	0,63	54		8,46			4,93	
19-VII	Береза . .	9h 0′—9h 6′	25—24	24,0°	89	50	S_4B_1 Cu	0,52	0,45	21,2	0,66	58	7,62		1 : 1,09	4,33		1 : 1,18
	Липа . . .								0,78	36,5	1,15	93		8,30			5,13	
29-VIII	Береза . .	9h 51′—9h 57′	23,5°	23,5°	88	60	S_4B_2 CiSt	0,55	0,845	38,2	0,82	54	12,68		1 : 0,86	9,62		1 : 0,78
	Липа . . .								0,79	36,4	0,88	64		10,97			7,54	
													9,36	8,34	1 : 0,90	6,20	4,83	1 : 0,80

ТАБЛИЦА 11

Ассимиляц. способность березы и липы на рассеянном свету при сплошь облачном небе

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t° С в течение опыта: снаружи	t° С в течение опыта: в колбах	Относит. влаж. в %: 7^h	Относит. влаж. в %: 13^h	Состояние неба: солнце S облачн. B	Конц. CO_2 воздуха в мг на 1 л	Кол. погл. CO_2: абсол. в мг	Кол. погл. CO_2: в %	Свежий вес в г	Поверхн. в $см^2$	Кол. погл. CO_2 в мг, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 1 г св. веса: Береза	Кол. погл. CO_2 в мг, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 1 г св. веса: Липа	Соотнош. ассим. вел. Береза=1	Кол. погл. CO_2, в мг, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 50 $см^2$: Береза	Кол. погл. CO_2, в мг, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 50 $см^2$: Липа	Соотнош. ассим. вел. Береза=1
1930 г.																		
							Световые листья											
29-VI	Береза	9^h 40′—9^h 48′	16,0°	17—18	96	66	$S_0B_{10}StCu$	0,53	0,65	30,2	0,58	41	9,90	10,10	1 : 1,02	7,00	6,00	1 : 0,86
	Липа								0,58	26,4	0,50	42						
3-VII	Береза	8^h 25′—8^h 35′	15—16	17—18	85	67	$S_0B_{10}StCu$	0,54	0,545	24,1	0,60	46	6,20	7,12	1 : 1,15	4,05	4,25	1 : 1,05
	Липа								0,46	20,4	0,43	36						
6-VII	Береза	9^h 43′—9^h 53′	21,0°	21—23	86	69	S_0B_{10}	0,51	0,68	33,3	0,61	52	8,03	8,11	1 : 1,01	4,70	4,99	1 : 1,06
	Липа								0,56	27,4	0,48	39						
21-VII	Береза	13^h 50′—14^h 0′	22,0°	22—23	85	81	S_0B_{10}	0,49	0,49	24,5	0,88	70	3,80	4,10	1 : 1,08	2,40	2,05	1 : 0,86
	Липа								0,49	24,5	0,82	82						
5-VIII	Береза	9^h 23′—9^h 38′	16,0°	16—17	100	60	S_0B_{10} накрапывает	0,55	0,63	27,3	0,77	60	3,79	4,11	1 : 1,08	2,43	2,35	1 : 0,97
	Липа	9^h 22′—9^h 37′							0,63	27,3	0,71	62						
5-VIII	Береза	9^h 24′—9^h 41′	16,0°	16—17	100	60	S_0B_{10} накрапывает	0,55	0,546	23,6	0,52	47	4,21	4,29	1 : 1,02	2,33	2,65	1 : 1,14
	Липа	9^h 26′—9^h 39′							0,84	36,4	1,11	90						
													5,99	6,30	1 : 1,06	3,82	3,72	1 : 0,99
							Теневые листья											
18-VI	Береза	10^h 27′—10^h 37′	16—15	16,2-15,2	83	93	S_0B_{10} накрапывает	0,53	0,42	18,9	0,84	68	3,31	4,84	1:1,46	2,05	2,13	1:1,04
	Липа	10^h 25′—10^h 35							0,336	15,1	0,45	51						
6-VII	Береза	9^h 0′—9^h 10′	21,0	20—25	86	69	$S_0—_2B_{10}$	0,52	0,58	26,9	0,55	47	7,31	10,33	1:1,41	4,28	4,43	1:1,04
	Липа								0,54	25,0	0,36	42						
6-VII	Береза	9^h 50′—10^h 0′	21,5	21—23	86	69	$S_0—_1B_{10}$	0,51	0,70	33,3	0,56	52	9,00	10,00	1:1,11	4,84	4,74	1:0,98
	Липа								0,74	35,3	0,54	57						
															1:1,33			1:1,02

ТАБЛИЦА 12

Ассимиляционная способность ивы и клена (световые листья)

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t·в° С втечен. опыта: снаружи	t·в° С втечен. опыта: в колбах	Отн. влаж. воздуха в %: 7h	Отн. влаж. воздуха в %: 13h	Состояние неба: солнце (S) облачность (B)	Конц. CO_2 воздуха в мг/л.	Коли г. погл. CO_2: абсол. в мг.	Коли г. погл. CO_2: в % %	Свежий вес в г	Поверхность в $см^2$	Кол. погл. CO_2, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 в мг на 1 г св. веса: Ива	Кол. погл. CO_2, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 в мг на 1 г св. веса: Клен	Соотнош. ассим. вел. Ива = 1	Кол. погл. CO_2 в мг на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 $см^2$: Ива	Кол. погл. CO_2 в мг на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 $см^2$: Клен	Соотношение ассим. вел. Ива=1
1930 г.			На прямом солнечном свету															
13-VI	Ива . . .	8h 38′—8h 48′	21,0°	23,0°	74	42	$S_4 B_0$	0,53	0,83	37,7	1,21	47	5,06			6,50		
	Клен . . .	8h 36′—8h 46′							0,50	22,6	1,02	96		3,32	1 : 0,66		1,76	1 : 0,27
25-VI	Ива . . .	11h 13′—11h 19′	25°	25—26	93	62	$S_4 B_5$ Cu	0,51	0,50	24,0	1,12	47	5,00			6,00		
	Клен . . .								0,373	17,3	1,07	102		3,83	1 : 0,77		2,01	1 : 0,33
27-VI	Ива . . .	10h 33′—10h 41′	21,0°	22,0°	84	55	$S_4 B_4$ Cu	0,52	0,58	26,9	0,98	44	5,12			5,70		
	Клен . .								0,40	19,2	1,10	94		3,00	1 : 0,58		1,76	1 : 0,31
28-VI	Ива . . .	9h 50′—9h 58′	22,0°	22 -23	87	44	$S_4 B_3$ Cu CiSt	0,52	0,67	30,8	0,73	34	8,12			8,70		
	Клен . . .	9h 54′—10h 2′							0,68	30,8	1,20	100		5,02	1 : 0,62		3,01	1 : 035
29-VIII	Ива . .	9h 19′—9h 25′	23,5°	23,5°	88	60	$S_4 B_2$ CiSt	0,55	1,49	65,4	1,34	55	16,59			20,00		
	Клен . . .								0,79	34,5	0,89	90		10,73	1 : 0,65		5,30	1 : 0,26
			На рассеянном свету при сплошь облачном небе												1 : 0,66			1 : 0,30
29-VI	Ива . . .	11h 1′—11h 9′	17,5°	20°	96	66	$S_0 B_{10}$ StCu (оч. светло)	0,53	1,08	49,0	1,32	53	8,13			10,12		
	Клен . . .								1,06	49,0	1,89	140		5,57	1 : 0,67		3,76	1 : 0,37
24-VIII	Ива . . .	13h 0′—13h 10′	15,2°	16,2°	99	100	$S_0 B_{10}$ CuNi очень пасмурно, моросит.	0,54	0,46	20,4	1,25	61	2,45			2,51		
	Клен . . .	13h 1′—13h 11′							0,71	31,5	1,04	114		4,85	1 : 1,98		2,21	1 : 0,88
24-VIII	Ива . . .	13h 3′—13h 13′	15,2°	16,2°	»	»	»	»	0,42	18,5	1,25	65	2,01			1,93		
	Клен . . .	13h 4′—13h 14′							0,79	35,2	1,26	137		4,15	1 : 2,06		1,91	1 : 0,99

ТАБЛИЦА 13

Ассимиляционная способность дуба и вяза

Месяц и число	Опытный материал	Время опыта	t °C втечен. опыта: снаружи	t °C втечен. опыта: в колбах	Отн. влаж. воздуха в %: 7^h	Отн. влаж. воздуха в %: 13^h	Состояние неба солнце (S) облачность (B)	Конц. CO_2 воздуха в *мг*, на 1 *л*	Колич. поглощ. CO_2: абсол. в *мг*	Колич. поглощ. CO_2: в %	Свежий вес в *г*	Поверхность в *см*²	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2: на 1 *г* свеж. веса: Дуб	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2: на 1 *г* свеж. веса: Вяз	Соотнош. ассим. вел. Дуб = 1	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2: на 50 *см*²: Дуб	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2: на 50 *см*²: Вяз	Соотнош. асс. велич. Дуб = 1
1930 г.		На прямом солнечном свету																
13-VI	Дуб свет.	8^h 33 — 8^h 43′	22—23	22,0°	74	42	S_4 Bo	0,53	0,25	11,3	1,20	89	1,33	1,02	1 : 0,77	0,90	0,90	1 : 1
	Вяз „	8^h 35′ — 8^h 45′							0,16	7,5	1,00	57						
27-VI	Дуб свет.	9^h 27′ — 9^h 35′	20°	20,5°	84	55	S_4 B_1 Cu	0,52	0,29	13,5	0,86	45	3,28	1,77	1 : 0,54	3,14	1,42	1 : 0,45
	Вяз „								0,167	7,7	0,73	45,5						
28-VI	Дуб свет.	8^h 48 — 8^h 56′	20°	20—21	87	44	$S_{4-2}B_3$ CuCist	0,52	0,25	11,5	0,80	46	2,46	2,09	1 : 0,85	2,16	1,54	1 : 0,71
	Вяз „								0,166	7,7	0,62	42						
29-VIII	Дуб свет.	8^h 53′ — 8^h 59′	22°	22°	88	60	S_4 B_2 CiSt	0,55	1,00	43,6	1,36	91	9,41	5,60	1 : 0,59	7,03	4,37	1 : 0,62
	Вяз „								0,50	21,8	1,00	64						
															1 : 0,69			1 : 0,69
		На рассеянном свету																
9-VI	Дуб свет.	11^h 43′—11^h 53′	20—21	20—21	76	61	S_0 B_{10} StCu CuNi	0,54	0,498	22,2	1,11	86	3,03	3,84	1 : 1,27	1,95	3,23	1 : 1,66
	Вяз „	11^h 45′—11^h 55′							0,80	37,0	1,53	91						
29-VI	Дуб свет.	10^h 3′—10^h 11′	18°	20°	96	66	S_{0-2} B_{10}	0,53	0,291	13,2	0,96	51	2,44	4,41	1 : 1,81	2,29	3,45	1 : 1,51
	Вяз „								0,364	17,0	0,68	43,5						
3-VII	Дуб свет.	9^h 0′— 9^h 10′	16°	18°	85	67	S_0 B_{10}	0,54	0,71	31,5	1,15	61	4,40	5,18	1 : 1,18	4,14	3,93	1 : 0,95
	Вяз „								0,65	29,6	0,88	58						
19-VII	Дуб свет.	9^h 47′— 9^h 55′	23°	23°	89	50	$S_{0-2-4-0}B_6$ Cu	0,52	0,16	7,7	0,90	52	1,39	2,17	1 : 1,56	1,20	1,55	1 : 1,29
	Вяз „								0,159	7,7	0,57	40						
24-VIII	Дуб свет.	13^h 47′—13^h 57′	15,2°	15,5°	99	100	S_0 B_{10} дождь	0,54	0,335	14,8	1,80	108	1,21	1,29	1 : 1,07	1,01	1,03	1 : 1,02
	Вяз „	13^h 49′—13^h 59′							0,336	14,8	1,68	106						
													В сре	днем	1 : 1,38	В сре	днем	1 : 1,29
9-VI	Дуб тенев.	12^h 10′—12^h 20′	20°	20°	76	61	S_0B_{10}Cu CuNi	0,54	0,25	11,1	0,58	60	2,74	3,53	1 : 1,29	1,33	2,14	1 : 1,61
	Вяз „	12^h 11′—12^h 21′							0,31	14,8	0,57	47						

ТАБЛИЦА 14

Ассимиляционная способность березы и дуба

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t° С втечение опыта: снаружи	t° С втечение опыта: в колбах	Относит. влажн. воздуха в %: 7h	Относит. влажн. воздуха в %: 13h	Состояние неба: солнце — S, облачн. — B	Исх. конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Колич. погл. CO_2: абсолютн. в *мг*	Колич. погл. CO_2: в % %	Свежий вес в *г*	Поверхн. в $см^2$	Колич. поглощ. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. веса: Береза	Колич. поглощ. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. веса: Дуб	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1	Колич. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2 на 50 *см*: Береза	Колич. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч., исх. конц. CO_2 на 50 *см*: Дуб	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1
На прямом солнечном свету.																		
1930 г.																		
8-VI	Береза .	10h 41′—10h 51′	21—22	22—23	69	43	S_{4-2} B_7 Ci, Ci Cu	0,54	0,824	37,0	0,77	63	7,88			4,89		
	Дуб . .	10h 39′—10h 49′							0,494	22,2	1,00	90		3,44	1 : 0,44		1,91	1 : 0,39
10-VI	Береза .	9h 52′—10h 2′	20,0°	20,0°	85	52	S_{4-2} B_7 Ci Cu	0,52	0,717	34,6	0,90	58	5,78			4,50		
	Дуб . .	9h 51′—10h 1′							0,450	21,1	0,91	71		3,25	1 : 0,56		2,08	1 : 0,46
25-VI	Береза .	10h 0′—10h 6′	22,5—22	21—22,5	93	62	$S_{4-2}B_5$ Cu	0,51	0,330	16,0	0,90	50	4,00			3,60		
	Дуб . .	9h 59′—10h 5′							0,248	11,8	0,95	53		2,77	1 : 0,69		2,38	1 : 0,66
28-VI	Береза .	9h 23′— 9h 31′	22—21	23—22	87	41	$S_{4-3}B_4$ Cu CiSt	0,52	0,500	23,1	0,51	47	8,23			4,47		
	Дуб . .	8h 48′— 8h 56′	20,0°	20—21			$S_{4-2}B_3$ Cu, CiSt		0,250	11,5	0,80	46		2,09	1 : 0,25		1,54	1 : 0,34
29-VIII	Береза .	9h 51′— 9h 57′	23,5°	23,5°	88	60	S_4 B_2 CiSt	0,55	0,845	38,2	0,82	54	12,68			9,62		
	Дуб . .	8h 53′— 8h 59′	22,0	22,0°					1,000	43,6	1,36	91		9,41	1 : 0,74		7,03	1 : 0,73
													7,71	4,19	1 : 0,54	5,42	2,99	1 : 0,52
На рассеянном свету при сплошь облачном небе																		
9-VI	Береза .	11h 46′ 11h 56′	20—21	20—21	76	61	S_0 B_{10} Cu StCu	0,54	0,950	42,6	0,93	68	7,79			5,32		
	Дуб . .	11h 43′—11h 53′							0,498	22,2	1,11	86		3,03	1 : 0,39		1,95	1 : 0,37
29-VI	Береза .	9h 40′— 9h 48′	16,0°	17—18	96	66	S_0 B_{10} StCu	0,53	0,650	30,2	0,58	41	9,90			7,00		
	Дуб . .	10h 3′—10h 11′	18,0°	20,0°			S_{0_2} B_{10} StCu		0,291	13,2	0,96	51		2,44	1 : 0,25		2,29	1 : 0,33
3-VII	Береза .	8h 26′— 8h 36′	15—16	17—18	85	67	S_0 B_{10} StCu	0,54	0,545	24,1	0,60	46	6,20			4,05		
	Дуб . .	9h 0′— 9h 10′	16,0°	18,0°					0,710	31,5	1,15	61		4,40	1 : 0,71		4,14	1 : 1,02
1929 г.																		
23-VII	Береза .	10h 42′—11h 12′	19,0°	22,0°	90	85	S_0 B_{10}	0,53	0,897	42,5	0,28	20,5	8,13			5,55		
	Дуб . .	10h 43′—11h 13′							1,084	50,9	0,57	38		5,10	1 : 0,63		3,93	1 : 0,71
23-VII	Береза .	11h 3′—11h 33′	18,5°	20,5°	90	85	S_0 B_{10} накрапывает дождь	0,53	1,260	58,5	0,41	31	8,68			5,75		
	Дуб . .	11h 2′—11h 32′							0,920	43,4	0,42	26,5		5,57	1 : 0,64		4,41	1 : 0,77
													8,14	4,51	1 : 0,51	5,53	3,34	1 : 0,60

ТАБЛИЦА 15

Ассимиляционная способность березы и ивы

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в°С втечен. опыта: Снаружи	t в°С втечен. опыта: в колбах	Относит. влаж. в %: 7 h	Относит. влаж. в %: 13 h	Состояние неба: солнце S облачн. B	Исх. конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Колич. погл. CO_2: абсол. в *мг*	Колич. погл. CO_2: в %	Свежий вес в *г*	Поверхн. в *см²*	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 1 *г* св. веса: Береза	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 1 *г* св. веса: Ива	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 50 *см²*: Береза	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2: на 50 *см²*: Ива	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1
1930 г.							На прямом солнечном свету											
12-VI	Береза .	10h 18′—10h 28′	24,0°	22,0°	78	52	S_4 B_0	0,49	0,875	42,8	0,72	55	9,25		1:0,66	6,05		
	Ива . .	10h 15′—10h 25′							1,166	57,1	1,60	70		6,12			7,00	1:1,16
13-VI	Береза .	8h 40′—8h 50′	21,0°	23,0°	74	42	S_4 B_0	0,53	0,752	34,0	0,90	56	6,04		1:0,84	4,85		
	Ива . .	8h 38′—8h 48′							0,830	37,7	1,21	47		5,06			6,50	1:1,34
25-VI	Береза .	11h 14′—11h 20′	25,0°	25—26	93	62	S_4 B_5 Cu	0,51	0,495	23,5	1,10	62	5,10		1:0,98	4,52		
	Ива . .	11h 13′—11h 19′							0,500	24,0	1,12	47		5,00			6,00	1:1,33
27-VI	Береза .	11h 23′—11h 31′	21,0°	20—23	84	55	S_4 B_4 Cu	0,52	0,670	30,8	0,69	50	8,58		1:0,92	5,92		
	Ива . .	11h 33′—11h 41′		22,0°					0,917	42,3	1,10	50		7,93			8,72	1:1,47
28-VI	Береза .	9h 23′—9h 31′	22—21	23—22	87	44	S_{4-3} B_4 CuCiSt	0,52	0,500	23,1	0,51	47	8,23		1:0,99	4,47		
	Ива . .	9h 50′—9h 58′	22,0°						0,670	30,8	0,73	34		8,12			8,70	1:1,95
29-VIII	Береза .	9h 51′—9h 57′	23,5°	23,5°	88	60	S_4 B_2 CiSt	0,55	0,845	38,2	0,82	54	12,68		1:1,31	9,62		
	Ива . .	9h 19′—9h 25′							1,490	65,4	1,34	55		16,59			20,00	1:2,08
													8,31	8,14	1:0,95	5,91	9,49	1:1,56
							На рассеянном свету при сплошь облачном небе											
29-VI	Береза .	9h 40′—9h 48′	16,0°	17—18	96	66	S_0 B_{10} St Cu	0,53	0,650	30,2	0,58	41	9,90		1:0,82	7,00		
	Ива . .	11h 1′—11h 9′	17,5°	20,0°					1,080	49,0	1,32	53		8,13			10,12	1:1,45

ТАБЛИЦА 16

Ассимиляционная способность березы и клена

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в °C втечен. опыта: снаружи	t в °C втечен. опыта: в колбах	Относит. влажн. в %%: 7h	Относит. влажн. в %%: 13h	Состояние неба: солнце. S облачн. B	Исх. конц. CO_2 возд. в *мг/л*	Колич. погл. CO_2: абсол в *мг*	Колич. погл. CO_2: в % %	Свеж. вес в *г*	Поверхн. в *см²*	Кол. погл. CO_2, в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* св. веса: Береза	Кол. погл. CO_2, в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* св. веса: Клен	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Береза	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Клен	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1
1930 г.																		
							На прямом солнечном свету.											
10-VI	Береза .	9h 52′ — 10h 2′	20,0°	20,0°	85	52	S_4–$_2$ B_7 CiCu	0,52	0,717	34,6	0,90	58	5,78			4,50		
	Клен . .	9h 50′ — 10h 0′							0,490	23,1	0,80	82		4,15	1 : 0,72		2,03	1 : 0,45
13-VI	Береза .	8h 40′ — 8h 50′	21,0°	23,0°	74	42	S_4 B_0	0,53	0,752	34,0	0,90	56	6,04			4,85		
	Клен . .	8h 36′ — 8h 46′							0,500	22,6	1,02	96		3,32	1 : 0,54		1,76	1 : 0,36
25-VI	Береза .	11h 14′ — 11h 20′	25,0°	25—26	93	62	S_4 B_5 Cu	0,51	0,495	23,5	1,10	62	5,10			4,52		
	Клен . .	11h 13′ — 11h 19′							0,373	17,3	1,07	102		3,83	1 : 0,75		2,01	1 : 0,44
27-VI	Береза .	11h 23′ — 11h 31′	21,0°	20—23	84	55	S_4 B_4 Cu	0,52	0,670	30,8	0,69	50	8,58			5,92		
	Клен . .	10h 33′ — 10h 41′		22,0°					0,400	19,2	1,10	94		3,00	1 : 0,35		1,76	1 : 0,30
28-VI	Береза .	9h 23′ — 9h 31	22–21	23—22	87	44	S_4–$_3$ B_4 CuCiSt	0,52	0,500	23,1	0,51	47	8,23			4,47		
	Клен . .	9h 54′ — 10h 2′		22—23					0,680	30,8	1,20	100		5,02	1 : 0,61		3,01	1 : 0,67
29-VIII	Береза .	9h 51′ — 9h 57′	23,5°	23,5°	87	60	S_4B_2CiSt	0,55	0,845	38,2	0,82	54	12,68			9,62		
	Клен . .	9h 19′ — 9h 25′	23—23,5°	23—23,5°					0,790	34,5	0,89	90		10,73	1 : 0,85		5,30	1 : 0,55
													7,73	5,01	1 : 0,64	5,65	2,65	1 : 0,46
							На рассеянном свету при сплошь облачном небе											
27-V	Береза .	12h 9′ — 12h 19′	21—22	23—24	90	66	So B_{10} CuCu Ni	0,56	0,636	28,6	0,71	49	6,25			4,53		
	Клен . .	12h 8′ — 12h 18′							0,385	21,4	0,52	56		4,97	1 : 0,80		2,31	1 : 0,51
29-VI	Береза .	9h 40′ — 9h 48′	16,0°	17—18	96	66	So B_{10} St Cu	0,53	0,650	30,2	0,58	41	9,90			7,00		
	Клен . .	11h 1′ — 11h 9′	17,5°	20,0°					1,060	49,0	1,89	140		5,57	1 : 0,56		3,76	1 : 0,54

ТАБЛИЦА 17

Ассимиляционная способность березы и вяза

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	t в°С втечен. опыта: снаружи	t в°С втечен. опыта: в колбах	Относит. влаж. в %: 7 h	Относит. влаж. в %: 13h	Состояние неба: солнце S облачн. B	Конц. CO_2 воздуха в *мг* на 1 *л*	Колич. погл. CO_2: абсол. в *мг*	Колич. погл. CO_2: в %	Свежий вес в *г*	Поверхн. в *см²*	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч., на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. веса: Береза	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч., на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* свеж. веса: Вяз	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Береза	Кол. погл. CO_2 в *мг*, расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см²*: Вяз	Соотношен. ассим. вел. Береза = 1
1929 г.							На прямом солнечном свету.											
6-VIII	Береза .	13h 10′—13h 25′	26—27	26—25	79	46	S4 B6 CuCiSt	0,54	0,395	18,5	0,305	22	5,70			3,96		
	Вяз . .	13h 11′—13h 26′							0,420	22,2	0,54	33		3,47	1 : 0,61		2,83	1 : 0,71
1930 г. 7-VI	Береза .	10h 50′—11h 0′	20,5	20,5	65	54	S4—3 B7 CiStCi	0,55	0,430	18,2	0,61	39	4,65			3,64		
	Вяз . .	10h 51′—11h 1′							0,513	23,6	0,82	61		4,26	1 : 0,92		2,89	1 : 0,79
10-VI	Береза .	10h 34′—10h 44′	20,0	20,0	85	52	S4B4 CiCu, Cu	0,52	1,134	51,9	1,26	76	7,28			6,04		
	Вяз . .	10h 33′—10h 43′							0,504	23,1	1,12	81		2,94	1 : 0,40		2,04	1 : 0,34
27-VI	Береза .	12h 23′—12h 31′	21-20,5	20—23	84	55	S4B4 Cu, CuNi	0,52	0,670	30,8	0,69	50	8,58			5,92		
	Вяз . .	9h 27′—9h 35′	20,5-21				S4 B1 Cu		0,167	7,7	0,73	45,5		1,77	1 : 0,21		1,42	1 : 0,24
28-VI	Береза .	9h 23′—9h 31′	21—22	22—23	87	44	S4—3B4 CuCiSt	0,52	0,50	23,1	0,51	47	8,23			4,47		
	Вяз . .	8h 48′—8h 56′	20—21	21—22			S4—2B3 CuCiSt		0,166	7,7	0,62	42		2,09	1 : 0,25		1,54	1 : 0,34
29-VIII	Береза .	9h 51′—9h 57′	23,5	23,5	88	60	S4 B2 CiSt	0,55	0,845	38,2	0,82	54	12,68			9,62		
	Вяз . .	8h 53′—8 h59′	22,0	22,0					0,500	21,8	1,00	64		5,60	1 : 0,44		4,37	1 : 0,45
													7,85	3,36	1 : 0,47	5,61	2,52	1 : 0,48
							На рассеянном свету при сплошь облачном небе.											
27-V	Береза .	12h 55′—13h 5′	21—22	21—22	90	66	S0—1B10CuNi	0,56	0,435	19,6	0,50	39	5,78			3,70		
	Вяз . .	12h 54′—13h 4′							0,310	14,3	0,46	35		4,36	1 : 0,75		2,86	1 : 0,78
9-VI	Береза .	11h 46′—11h 56′	20—21	20—21	76	61	S0 B10CuStCu	0,54	0,950	42,6	0,93	68	7,79			5,12		
	Вяз . .	11h 45′—11h 55′							0,800	37,0	1,53	91		3,84	1 : 0,49		3,23	1 : 0,61
29-VI	Береза .	9h 40′—9h 48′	16,0	17—18	96	66	S0 B10 St Cu	0,53	0,650	30,2	0,58	41	9,90			7,00		
	Вяз . .	10h 3′—10h 11′	18,0	20,0					0,364	17,0	0,68	43,5		4,41	1 : 0,45		3,45	1 : 0,49
3-VII	Береза .	8h 26′—8h 36′	15—16	17—18	85	67	S0 B10 St Cu	0,54	0,545	24,1	0,60	46	6,20			4,05		
	Вяз . .	9h 0′—9h 10′	16,0	18,0					0,65	29,6	0,88	58		5,18	1 : 0,84		3,93	1 : 0,97
													7,42	4,45	1 : 0,63	5,02	3,37	1 : 0,71

ТАБЛИЦА 18

Опыты по определению компенсац. пункта теневой хвои сосны и ели

Сосна						Ель					
Дата	Время опыта	t в °C в колбах	Освещение	Ассим. в мг в 1 ч. на 1 г св. веса		Дата	Время опыта	t в °C в колбах	Освещение	Ассим. в мг в 1 ч. на 1 г св. веса	
1929 г.						1930 г.					
16-VII	14h 10′—14h 40′	22,5	200 м/св.	0,07		22-VIII	11h 18′—11h 48′	20,4	300 м/св.	0,11	
16-VII	14h 45′—15h 15′	22,5		0,08		1929 г.					
20-VII	13h 0′—13h 30′	20,5	„	— 0,18		15-VIII	11h 24′—11h 54′	21,2	200 м/св.	0,27	
20-VII	13h 2′—13h 32′	20,5	„	— 0,18		26-VII	11h 30′—12h 0′	20,0	„	0,00	
1930 г.						26-VII	12h 10′—12h 40′	20,0	„	0,00	
2-VIII	12h 15′—12h 45′	20,0	„	— 0,15		1930 г.					
1929г.						30-VII	10h 37′—11h 7,	20,0	„	0,07	
26-VII	10h 50′—11h 20′	19,7	„	0,00		2-VIII	12h 15′—12h 45′	20,0	„	0,04	
26-VII	12h 10′—12h 40′	19,8	„	— 0.20		22-VIII	13h 1′—13h 31′	20,0	„	—0,13	
31-VII	11h 15′—11h 45′	20,6	„	— 0,09		27-VIII	11h 45′—12h 15′	20,0	„	0,14	
24-VII	13h 54′—14h 24′	20,0	„	0,00						0,06	0,20
17-VII	14h 45′—15h 15′	19,7	„	— 0,11		1929 г.					
				—0,076	0,214	17-IX	13h 17′—13h 45′	16,0	„	0,38	
1929 г.						17-IX	14h 10′—14h 40′	16,0	„	0,30	
13-VII	14h 8′—14h 38′	27,3	140 м/св.	— 0,90		18-IX	14h 40′—15h 10′	15,5	„	0,43	
13-VII	14h 41′—15h 11′	27,6		— 0,92		15-VIII	12h 24′—12h 54′	22,4	140 м/св.	0,08	
16-VII	12h 50′—13h 20′	21,0	„	0,00		27-VIII	11h 30′—12h 0′	17,0	„	0,57	
16-VII	13h 24′—13h 54′	21,6	„	0,00		26-VIII	12h 0′—12h 30′	16,5	„	0,46	
15 VII	14h 2′—14h 32′	20,3	„	— 0,16		1930 г.					
17-VII	13h 38′—14h 8′	20,4	„	— 0,12		22-VIII	15h 32′—16h 02′	20,0	100 м/св.	—0,10	
16-VIII	11h 7′—11h 47′	19,8	„	— 0,14		27-VIII	13h 30′—14h 0′	20,0	„	0,00	
				— 0,08	0,21	28-VIII	13h 0′—13h 30′	20,0	„	—0,02	
15-XI	12h 25′—12h 55′	17,5	62 м/св	— 0,08		1929 г.					
1930 г.						31-VIII	11h 38′—12h 8′	19,5	„	0,00	
2-VIII	13h 25′—13h 55′	20,0	50 м/св	— 0,23		27-VIII	12h 47′—13h 2′	17,5	„	0,29	
1929 г.						15-IX	11h 45′—12h 15′	17,5	62 м/св.	0,00	
15-IX	13h 1′—14h 1′	18,0		— 0,37		18-IX	14h 40′—15h 10′	15,5	50 м/св.	0,25	
24-VII	13h 5′—14h 5′	18,0		— 0,27		1930 г.					
8-IX	12h 35′—13h 35′	16,5		— 0,19		30-VII	11h 25′—11h 55′	20,0	„	—0,22	
8-IX	13h 2′—14h 2′	16,5		— 0,16		2-VIII	13h 25′—13h 55′	20,0	„	—0,09	
10-IX	10h 46′—11h 46′	16,0		— 0,28		1928 г.					
10-IX	11h 45′—12h 45′	16,0		— 0,21		24-VIII	13h 6′—14h 6′	18,0		—0,13	
21-IX	12h 19′—13h 19′	15,0		— 0.25		1929 г.					
21-IX	12h 28′—13h 28′	15,0		— 0,30		15-VIII	11h 50′—12h 20′	21,0		—0,10	
						15-IX	12h 10′—12h 40′	17,8		—0,20	
						13-IX	11h 30′—12h 00′	16,4		—0,13	
						1928 г.					
						4-IX	12h 2′—13h 2′	14,0		—0,08	
						3-IX	14h 30′—15h 30′	13,5		—0,05	
						1929 г.					
						11-IX	13h 25′—13h 55′	13,7		—0,04	

Чистая ассимиляция

Чистая ассимиляция

В среднем — 0,29

В темноте

Чистая ассимиляция

В средн.—0,03
Чист. асс. 0,11

—0,15

В средн.—0,14

В темноте

ТАБЛИЦА 19

Опыты по определению компенсац. пункта лиственницы и пихты

Лиственница						Пихта					
Дата	Время опыта	t °C в кюветах	Освещение	Ассим. в *мг* в 1 ч. на 1 *г* св. веса		Дата	Время опыта	t °C в кюветах	Освещение	Ассим. в *мг* в 1 ч. на 1 *г* св. веса	
1929 г.						1930 г.					
3-VIII	12h 26′— 12h 56′	25,0	300 м/св	0,00		23-VIII	11h 30′— 12h 0′	20,0	300 м/св	0,39	
1930 г.											
25-VIII	11h 30′— 12h 0′	20,0	300 м/св	0,10		22-VIII	11h 6′— 11h 36′	19,4	„	0,20	
1929 г.						22-VIII	12h 47′— 13h 17′	19,8	200 м/ св	0,08	
13-VIII	10 28′— 10h 58′	23,8	200	0,00							
17-VII	12h 38′— 13h 08′	21,0	м/св	— 0,20		23-VIII	12h 50′— 13h 20′	20,0	„	0,17	
20-VII	14h 4′— 14h 34′	20,5	„	— 0,08		27-VIII	11h 45′— 12h 15′	20,0	„	0,12	
20-VII	14h 6′— 14h 36′	20,5	„	— 0,10							
1930 г.						„	12h 35′— 13h 5′	20,0	„	0,17	Чистая ассимиляция
30-VII	10h 37′— 11h 7′	20,0	„	— 0,08					В среднем	0,13	0,47
23-VIII	12h 50′— 13h 20′	20,0	„	0,00							
27-VIII	12h 35′— 13h 5′	20,0	„	0,00							
1929 г.						24-VII	10h 30′— 11h 0′	20,0	100 м/св	0,05	
24-VII	13h 54′—14h 24′	19,2	„	0,00	Чистая ассимиляция	22-VIII	15h 17′— 15h 47′	20,0	„	— 0,04	
			В средн.	— 0,06	0,35	23-VIII	14h 50′— 15h 20′	20,0	„	— 0,06	
			140								
17-VII	11h 57′— 12h 27′	19,7	м/св	— 0,17		27-VIII	13h 30′— 14h 0′	20,0	„	0,00	
27-VIII	11h 30′— 12h 0′	17,0	„	0,35		„					
226-VIII	12h 0′— 12h 30′	16,5	„	0,32		27-VIII	14h 45′— 15h 15′	20,0	„	— 0,06	
1930 г.											
23-VIII	14h 50′— 15h 20′	20,0	100	— 0'20	В средн.: —0,20 Чист. асс.: 0,21	28-VIII	13h 0′— 13h 30′	20,0	„	0,00	Чистая ассимиляция
7-VIII	14h 45′— 15h 15′	20,0	м/св	— 0,40					В средн.	— 0,02	0,32
1929 г.						22-VIII	15h 20′— 15h 50′	20,0		— 0,40	
31-VIII	11h 38′— 12h 8′	19,0	„	0,00		23-VIII	15h 0′— 15h 30′	20,0		— 0,27	
27-VIII	12h 17′— 13h 2′	17,5	„	0,13							
			200			27-VIII	14h 50′— 15h 20′	20,0	В темноте	— 0,30	
17-IX	13h 15′— 13h 45′	15,7	м/св	0,07							
17-IX	14h 10′— 14h 40′	15,7	„	0,04		28-VIII	13h 15′— 13h 45′	20,0		— 0,34	
1930 г.											
30-VII	11h 25′— 11h 55′	20,0	50м/св.	— 0,45		28-VIII	13h 15′— 13h 45′	20,0		— 0,40	
									В средн.	— 0,34	
1929 г.											
13-VIII	10h 46′— 11h 16′	23,5		— 0,44							
1930 г.											
27-VIII	14h 45′— 15h 20	20,0		— 0,45							
23-VIII	15h 0′— 15h 30′	19,0		— 0,36							
1929 г.											
13-IX	13h 10′— 13h 40′	16,4		— 0,40							
1928 г.											
4-IX	12h 2′— 13h 2′	14,0		— 0,34							
11-IX	12h 5′— 12h 35′	13,7		— 0,18							
3-IX	14h 30′— 15h 30′	13,5		— 0,14							

В темноте — В средн. — 0,41

ТАБЛИЦА 20

Опыты по определению компенсационного пункта у лиственных пород

Дата	Время опыта	t в ° С в колбах	Освещение	Береза		Липа	
				На 1 г свеж. веса	на 50 $см^2$	На 1 г свеж. веса	на 50 $см^2$
1930 г.							
2-VII	8h 40′ — 9h 0′	20 — 21°	300м/св	0,29	0,18	0,68	0,39
28-VII	10h 25′ — 10h 55′	20,0°	„	0,07	0,03	0 84	0,33
		В сред	нем . .	0,18	0,10	0,76	0,36
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,78	0,43	1,14	0 53
18-VI	11h 20′ — 11h 40′	19,0°	200м/св	0,31	0,18	0,40	0,17
9-VII	9h 20′ — 9h 40′	20,0°	„	0,27	0,15	0,70	0,35
11-VII	9h 10′ — 9h 40′	20,0°	„	0 24	0,15	0,63	0,28
25-VII	11h 20′ — 11h 50′	20,0°	„	— 0,13	— 0,07	0,92	0,36
28-VII	11h 20′ — 11h 50′	20,0°	„	0,22	0,14	0,83	0,36
28-VIII	11h 18′ — 11h 48′	20,0°	„	—	—	0,68	0,27
		В сред	нем . .	0,18	0,11	0,69	0,30
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,78	0,44	1 07	0,47
9-VII	10h 5′ — 10h 25′	20 — 21°	100м/св	— 0,09	— 0,06	0,40	0,20
11-VII	10h 3′ — 10h 33′	20,0°	„	— 0,22	— 0,14	0,16	0,07
25-VII	12h 15′ — 12h 45′	20,0°	„	— 0,25	— 0,13	0,37	0,15
28-VII	12h 10′ — 12h 40′	20,0°	„	0,00	0,00	0,43	0 16
		В сред	нем . .	— 0,14	— 0,08	0,34	0,15
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,46	0,25	0,72	0,32
9-VII	10h 50′ — 11h 10′	20 — 21°	50м/св	— 0.29	— 0,18	0,30	0,15
11-VII	11h 0′ — 11h 30′	20,0°	„	— 0,47	— 0,28	— 0,19	— 0,09
13-VII	12h 20′ — 12h 50′	18,0°	„	0,00	0 00	0,10	0,05
—„—	13h 15′ — 13h 45′	18,5°	„	— 0,16	— 0,09	0,00	0,00
25-VII	13h 10′ — 13h 40′	20,0°	„	— 0,50	— 0,24	0,22	0,09
28-VII	13h 20′ — 13h 50,	20,0°	„	— 0,40	— 0,21	— 0 14	— 0,05
28-VIII	12h 30′ — 13h 00	20,0°	„	—	—	0,28	0,10
		В сред	нем . .	— 0,30	— 0,17	0,08	0,04
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,30	0,16	0,46	0,21
		Д ы	х а н	и е			
9-VII	11h 2′ — 11h 22′	20,0°		— 0,22	— 0,14	— 0,36	— 0,19
11-VII	11h 5′ — 11h 35′	20,0°		— 0,88	— 0,52	— 0,60	— 0,29
13-VII	13h 10′ — 13h 40′	19,0°		— 0,72	— 0,38	— 0,45	— 0,20
25-VII	13h 10′ — 13h 40′	20—20.8°		— 0,55	— 0,31	— 0,22	— 0,09
28-VII	13h 5′ — 13h 35′	20,0°		— 0.64	— 0,32	— 0,40	— 0,17
28-VIII	11h 36′ — 12h 12′	20,0°	В темноте	—	—	— 0,23	— 0,08
		В сред	нем . .	— 0,60	— 0,33	— 0,38	— 0,17
				И в а		К л е н	
19-VI	9h 45′ — 10h 5′	17,5—19°	200м/св	0,13	0,13	0,46	0,22
4-VIII	11h 45′ — 12h 15′	20,0°	„	— 0,17	— 0,07	0,62	0,24
		В сред	нем . .	0,03	0 03	0,54	0,23
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,47	0,48	0,96	0,42
4-VIII	12h 35′ — 13h 5′	20,0°	100м/св	— 0,16	— 0,13	0,17	0,06
26-VIII	13h 15′ — 13h 45′	19,5°	„	— 0,37	— 0,44	0,32	0,26
		В сред	нем . .	— 0,26	— 0,28	0,25	0,16
	То же с попра	вкой на	дыхание	0,18	0,17	0,67	0,35
19-VI	10h 2′ — 10h 22′	20.0°	В тем-	— 0,64	— 0,62	— 0,59	— 0,26
4-VIII	13h 35′ — 14h 5′	20.0°	ноте	— 0 38	— 0,34	— 0,47	— 0,21
26-VIII	13h 17′ — 13h 47′	ок. 19,0°		— 0,31	— 0,38	— 0,21	— 0,10
		В сред	нем . .	— 0,44	— 0,45	— 0,42	— 0,19
				Д у б		В я з	
19-VI	10h 55′ — 11h 5′	20,0°	200м/св	— 0,12	— 0,09	0.19	0,12
	С поправ	кой на	дыхание	0 34	0,24	0,59	0,41
26-VIII	11h 45′ — 12h 15′	19,0°	100м/св	— 0,18	— 0,13	0,00	0,00
	С поправ	кой на	дыхание	0,28	0,20	0,40	0,29
19-VI	11h 7′ — 11h 27′	21 — 23°	В темноте	— 0,13	— 0,73	— 0,92	— 0,56
26-VIII	12h 7′ — 12h 37′	19,0°	„	— 0,46	— 0,33	— 0,40	— 0,29
		В сред	нем . .	— 0,71	— 0,53	— 0,66	— 0,42

ТАБЛИЦА 21

Ассимиляция и возраст дерева (дуб)

Число и месяц	Опытный материал	Время опыта	Состояние неба: солнце — S облачн. — B	Колич. поглощ. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 1 *г* св. веса	Соотн. ассимил. вел. Асс. 43 л. дуба = 1	Колич. поглощ. CO_2 в *мг* расч. на 1 ч. исх. конц. CO_2 на 50 *см*^{2}	Соотнош. ассим. величин Асс. 43 л. дуба = 1
1930 г.							
11-VI	43 л. Лен-гр 16 л. „	13h 31′ — 13h 41′ 13h 29′ — 13h 39′	S_4B_3Ci	2,55 5,09	1 : 1,99	1,75 2,54	1 : 1,45
12-VI	43 л. Лен-гр 16 л. „	11h 13′ — 11h 23′ 11h 12′ — 11h 22′	S_4B_0	0,00 1,86	—	0,00 1,16	—
17-VII	43 л. Лен-гр 16 л. „	9h 59′ — 10h 9′	S_4—$_3B_7$ CiSt Cu	0,24 3,58	—	0,19 2,45	—
17-VII	43 л. Лен-гр 16 л. „	10h 50′ — 10h 56′	„ „ „	0,64 1,94	—	0,61 1,36	—
27-VII	43 л. Лен-гр 16 л. „	10h 5′ — 10h 10′	S_4B_3Cu	2,00 3,43	1 : 1,71	1,64 2,37	1 : 1,44
27-VII	43 л. Лен-гр 16 л. „	10h 30′ — 10h 35′	S_4B_5Cu	2,50 2,74	1 : 1,10	1,76 1,96	1 : 1,11
15-VIII	43 л. Лен-гр 16 л. „	10h 49′ — 10h 59′	S_2— $_3B_{10}$CiSt StCu	7,12 7,53	1 : 1,06	5,48 6,09	1 : 1,11
15-VIII	43 л. Лен-гр 16 л. „	11h 31′ — 11h 41′	S_2—$_3$—$_0B_{10}$ FrCu CuNi	6,30 8,05	1 : 1,28 1 : 1,43	5,15 5,95	1 : 1,15 1 : 1,25
13-VIII	16 л. Тульск. 1 л. „	12h 32′ — 12h 37′	S_4B_2Cu	8,90 6,30	Ас. 16 л. дуба = 1 1 : 0,71	7,79 4,98	Асс. 16 л. дуба = 1 1 : 0,64
13-VIII	16 л. Воро- 1 л. нежский	12h 58′ — 13h 3′	S_4 B_1 —$_2$Cu	6,93 5,80	1 : 0,84	4,81 4,46	1 : 0,93
15-VIII	16 л. Тульск 1 л. „	12h 9′ — 12h 19′	S_0B_{10}FrCu CuNi	5,83 4,36	1 : 0,75	4,14 3,34	1 : 0,81
15-VIII	16 л. Воро- 1 л. нежский	12h 38′ — 12h 48′	S_0B_{10} накрапывает	5,12 4,83	1 : 0,94	3,91 3,62	1 : 0,93

Примечание. Опыты проведены при t° 19 — 24° С.

ТОМ 17 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР № 1 1932
TOME 17 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS № 1 1932

Е. КОКИЕВА

История развития женского гаметофита у Parthenium argentatum G. („Guayule")

С 5 таблицами.

(Получено 30/XII 1931)

Опубликованное мною в 1929 г. исследование по изучению истории развития мужского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. [1] показало наличие целого ряда существенных отклонений от нормального течения этого процесса. Несинхроничное расхождение хромозом к полюсам, удержание отдельных хромозом на нитях веретена, выбрасывание известной группы хромозом за пределы веретена в клеточную плазму, наличие наряду с тетрадами пентад и гексад, а также гетерогенность пыльцы и фрагментация ядер мелких пылинок, ведущая к их стерильности, наконец, имеющая место в некоторых пыльниках полная или частичная дегенерация комплекса спорогенной ткани являются ярким выражением гибридного происхождения исследованного материала и приводят автора к тому выводу, что последний представляет собою межвидовой гибрид, происшедший, по всей вероятности, в результате скрещивания *P. argentatum* G. с сопутствующим ему *P. incanum* Н.В.К.

Однако, имевшиеся в то время результаты некоторых опытов по биологии цветения гвайюлы, поставленных в Сухуме, и Азербайджане, показавших, что изоляция растений не оказывает влияния на завязываемость семян и что высев семян различных форм мариолы и гвайюлы, получившихся от растений, росших без всякой изоляции и предоставленных свободному перекрестному опылению, никаких гибридных форм не дал,— заставляли относить гвайюлу к числу самоопылителей или искать причину отмеченных явлений в наличии у нее, как и у многих других сложноцветных, „апогамии" (Николаев, 1929, стр. 232—233) [2]. Предположение это, если и не подтверждалось еще данными цитологического исследования, то, во всяком случае, и не стояло с ними в резком противоречии, т. к. в литературе известно не мало примеров, когда аномалиями вышеотмеченного характера сопровождается редукционное деление и последующие стадии развития пыльцы у апомиктически размножающихся растений. Причина одинакового цитологического выражения явлений гибридизации и апомиксиса становится легко объяснимой, если стать на точку зрения приобретающей все более широкое признание гипотезы Эрнста, рассматривающей апомиксис как следствие гибридизации, что подтверждает и Винге, считая апомиксис результатом тетраплоидности. Между тем биологические наблю-

[1] Е. Кокиева „История развития мужского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. *(„Guayule")* и *Parthenium hysterophorus* L". Изв. Ассоц. Н.-Иссл. Инст. при физ.-мат. ф-те 1 МГУ, т. II, № 2, 1929.

[2] Повидимому Николаев употребляет этот термин в нередко придаваемом ему теперь суммарном значении для обозначения развития зародыша вообще бесполым путем, независимо от происхождения образующих его клеток и характеризующего их количества хромозом.

дения последних лет поколебали ранее сложившееся представление о *Parthenium*, как о растении исключительно самоопыляющемся, и в качестве основного положения выдвинули преобладание у гвайюлы перекрестного опыления. Отмеченное у туркменских форм понижение процента завязываемости семян при условии опыления пыльцой того же куста, наличие протерогинии, встречаемость пылинок чужого куста на рыльцах женских цветов кастрированных корзинок, наконец, целый ряд морфологических признаков, характерных для энтомофильных, перекрестноопыляющихся растений, как напр. группирование невзрачных корзинок в более заметные вторичные соцветия, ароматичность их, мощное развитие нектарника, обильная секреция, снабженная шипами экзина пыльцы, довольно яркая окраска венчика — все это дало достаточно оснований, не исключая конечно возможности самоопыления у гвайюлы, считать ее растением перекрестноопыляющимся и, следовательно, легко доступным гибридизации.

Если гибридизация открывает чрезвычайно широкие перспективы для селекции, предоставляя почти неограниченные возможности создания новых сортов путем сочетания и перераспределения признаков, то наличие апомиктического размножения, обусловливающего, как известно, стойкость формы, ведет к наиболее простому разрешению задач селекции и семеноводства. Таким образом, самой практикой разведения гвайюлы настойчиво диктовалась необходимость скорейшего разрешения вопроса о возможности у нее апогамии как экспериментальным методом, так и путем цитологического исследования. Экспериментальные данные Калашникова (1930, стр. 94) над туркменскими формами гвайюлы обнаружили полное отсутствие у нее апогамии, т. к. прораща̀вание семенных комплексов кастрированных корзинок, заключенных до окончательного созревания их в пергаментный изолятор, показало, что завязывания семян при этих условиях не происходило. Однако, цитологическое подтверждение полученных результатов продолжает отставаться наиболее актуальной задачей на данном этапе нашей работы с этим каучуконосом.

Настоящая работа, являющаяся непосредственным продолжением ранее опубликованного исследования по изучению развития пыльцы у *Parthenium argentatum* G., ставит своей основной задачей пополнение эмбриологической картины данными по истории развития женского гаметофита и в то же время представляет собою первую попытку подойти к выяснению вопросов о возможности апомиктического размножения гвайюлы методом эмбриологического исследования. В виду того, что исследованию подвергался материал, при сборе которого по целому ряду причин не была использована методика искусственного опыления и фиксация через определенные промежутки времени, применение которой только и может гарантировать получение большого количества картин оплодотворения,— настоящая работа не может претендовать на окончательное разрешение поставленного вопроса и ограничивает свои задачи хотя бы некоторым приближением к его разрешению и выяснением перспектив дальнейших исследований.

Материал, выращенный в Тифлисском ботаническом саду из семян, полученных из ботанического сада в Мессине, фиксировался смесью Навашина и Carnoy и после заливки в парафин резался на микротоме в зависимости от возраста исследуемых стадий на 8—15 μ. Окраска производилась железным гематоксилином по Гейденгайну с применением для более поздних стадий развития подкрашивания оранжем или конго-коринтом в гвоздичном масле. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата Abbe.

Считаю долгом выразить глубокую благодарность проф. М. И. Голенкину и проф. К. И. Мейеру за руководящие указания при выполнении этой работы.

В виду полного отсутствия в нашей литературе сводок по вопросам апомиктического размножения среди покрытосемянных вообще и, в част-

ности, среди семейства сложноцветных, многочисленные представители которого все больше и больше вводятся в культуру как технические, сельскохозяйственные или лекарственные растения, а также вследствие большого разнообразия в понятии термина „апогамия", в настоящее время нередко употребляемого слишком обще, для обозначения развития зародыша без процесса оплодотворения независимо от гаплоидности или диплоидности хромозом в производящих его клетках и происхождения последних,— изложению фактического материала необходимо предпослать несколько страниц, посвященных уточнению терминологии и краткому обзору явлений, связанных с процессом апомиктического размножения в сем. *Compositae*.

Термин „апогамия" впервые был введен Де-Бари (De-Bary 1878, стр. 479) для обозначения замены полового воспроизведения другим процессом размножения. Первоначальное его значение, как видно, вполне совпадало с позднее предложенным Винклером (Winkler 1906, стр. 253) термином „апомиксис", под которым этот автор точно так же понимает „замену полового воспроизведения бесполым, не связанным с слиянием ядер и клеток процессом размножения" (Винклер, Winkler 1908, стр. 300). Необходимость введения этого нового термина была вызвана тем, что первоначальное широкое понимание апогамии с течением времени было значительно ограничено, и уже в 1900-х годах выражение „апогамия" сделалось общеупотребительным в его новом, более узком значении. Ряд авторов, как напр. Культер и Чемберлен (1904, стр. 210), Юэль (Juel 1900, стр. 40) — понимают апогамию уже не в смысле де-Бари, как вообще замену утраченного полового воспроизведения иным процессом размножения, а лишь как происхождение спорофита из гаметофита без процесса оплодотворения.

В трактовке других авторов понятие апогамии претерпевает еще большее ограничение. Так, Герен (Guerin 1904, стр.80) понимает апогамию, как „возникновение зародышей в зародышевом мешке за счет всех клеток, кроме яйцеклетки". Того же взгляда держится и Трейб (Treub 1905, стр. 149). Еще более резкую диференцировку понятий приводят Фармер и Дигби (Farmer ang Digby 1907, стр. 192), определяя бесполое возникновение спорофита из неоплодотворенной диплоидной яйцеклетки как партеногамию, а возникновение спорофита из прочих клеток гаметофита — как эвапогамию.

На особой точке зрения стоит Страсбургер, который происхождение зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки с редуцированным числом хромозом рассматривает как явление партеногенезиса, а яйцеклетку с диплоидным числом хромозом вообще не считает клеткой, относящейся к гаметофиту и расценивает ее как „вегетативную, лишь в виде яйца сформировавшуюся клетку спорофита" (Strasburger 1905, стр. 58), между тем развитие из нее зародыша называет овоапогамией. Тем самым Страсбургер уклоняется от общепринятого понимания апогамии как бесполого возникновения спорофита из гаметофита и возвращается к ее первоначальному значению как процесса вегетативного размножения. „Если диплоидную яйцеклетку считать клеткой спорофита,— говорит Винклер (Winkler 1908, стр. 302),— то возникновение из нее спорофита надо рассматривать не как апогамию, а как чисто вегетативный процесс размножения, равноценный образованию придаточных зародышей из клеток нуцеллюса или же размножению побегами". Таким образом, по существу, разногласие между Страсбургером и Винклером заключается в вопросе о признании диплоидной яйцеклетки за настоящую яйцеклетку. Страсбургер (1904, стр. 58, 1907, стр. 164), а также Блэкманн (Blackman, 1904), Юэль (Juel 1904, стр. 40, 45; 1904, стр. 2), Мурбек (Murbeck 1901, стр. 36) и Герен (Guerin 1904, стр. 81) рассматривают яйцеклетку с диплоидным набором хромозом не как настоящую яйцеклетку, а лишь ей подобную клетку спорофита и соответственно этому подразделяют апомиксис по гаплоидному и диплоид-

ному числу хромозом в исходных клетках на партеногенезис и апогамию. Винклер, в противоположность этой точке зрения, считает, что диплоидная яйцеклетка не равноценна соматической, в подтверждение чего приводит ряд достаточно веских доказательств (1908, стр. 398—403).

Как видно, Страсбургер, подразумевая под апогамией происхождение зародыша из любой диплоидной клетки зародышевого мешка, кладет в основу подразделения понятий апогамии и партеногенезиса число хромозом в исходных клетках. В противоположность ему, в номенклатуре Винклера решающим моментом является происхождение клеток, дающих спорофит, число же хромозом в них имеет второстепенное значение.

Оба взгляда имеют в настоящее время пожалуй, одинаково широкое распространение, однако большей четкостью отличается номенклатура Винклера.

Точка зрения Винклера заслуживает тем большего внимания, что она оказывается одинаково справедливой как в отношении растительного, так и животного мира, и определение, данное Винклером партеногенезису, вполне совпадает с определением зоологов. Принципы Винклера разделяются значительной частью современных исследователей, и нижеприведенная терминология его полностью принята в последних эмбриологических и цитологических сводках (Шнарф—Schnarf, 1929 [1], Розенберг—Rosenberg 1930, Бреславец—1930). В смысле Винклера апогамия и партеногенезис понимаются и автором данной статьи.

Апогамия, по определению Винклера (1908, стр. 303 и 350), представляет собой апомиктическое возникновение спорофита из одной или нескольких вегетативных клеток гаметофита. Характерным для апогамии является одинаковое для обеих генераций число хромозом, причем оно может быть как гаплоидным, так и диплоидным [2]. Последнее обстоятельство дает основание выделить соматическую апогамию, как случай, когда клетка или комплекс клеток, дающих спорофит, в своих ядрах имеет диплоидное число хромозом (эвапогамию по Фармеру и Дигби) и генеративную апогамию, когда ядра материнских клеток спорофита имеют гаплоидное число хромозом (мейотическая эвапогамия по Фармеру и Дигби).

Партеногенезис Винклер рассматривает как апомиктическое возникновение спорофита из яйца, подразделяя это явление на соматический партеногенезис, когда яйцо имеет ядра с диплоидным, нередуцированным числом хромозом (партеногамия по Фармеру и Дигби) и на генеративный партеногенезис, когда яйцо снабжено гаплоидным числом хромозом [3].

Реннер (Renner 1916) взамен апогамии в смысле Винклера предложил термин апогаметия, являющейся, по мнению Розенберга (1930, стр. 3), весьма удачным, как подчеркивающий развитие зародыша не из яйцеклетки, а из какой-либо другой клетки гаметофита. Апогамия же употребляется им в смысле апомиксиса.

---

[1] Следует отметить, что Шнарф (стр. 457) внутри различных видов апомиксиса вводит подразделение на следующие категории: апомиксис может быть облигатным и факультативным, далее он может быть индуцированным, т. е. вызванным внешними воздействиями, и автономным, т. е. обусловленным внутренними факторами. Частичным апомиксисом Шнарф называет наличие у одного и того же индивидуума апомиктического способа размножения, наряду с нормальным половым.

[2] Теоретически Винклер (стр. 352) допускает, что число хромозом в общем цикле развития может изменяться. Так в случае генеративной апогамии гаплоидное число хромозом может быть удвоено, если при первом же делении материнской клетки спорофита при отсутствии цитокинеза произойдет деление ядер и последующее слияние их. Наоборот, при соматической апогамии в процессе спорообразования может произойти редукционное деление. Впрочем это теоретически вполне возможное предположение еще не подтвердилось практическими данными.

[3] Взамен терминов соматический и генеративный Гартманн (Hartmann 1909) в отношении партеногенезиса употребляет названия диплоидный и гаплоидный.

Наконец особого внимания заслуживает своеобразное содержание, вкладываемое Эрнстом (Ernst 1918) в понятия апогамии и партеногенезиса. Критерием в его определении служит постоянство апомиктического развития организма или лишь случайность этого явления. Партеногенезис, по мнению Эрнста, не связан с потерей пола и представляет собою лишь случайное, вызванное внутренними или внешними причинами явление апомиктического развития диференцированного в половом отношении и способного к половому процессу организма, причем партеногенезис автор связывает с развитием зародыша, главным образом, из яйцеклетки.

Апогамия же представляет собой „постоянное апомиктическое развитие зародыша из клеток гаплоидного или диплоидного гаметофита"[1]. В другом месте (1918, стр. 154 и 157), определяя апогамию как „апомиктическое размножение потомства бастардов из яйцеклетки или других клеток гаметофита с диплоидным, от обоих родителей происходящим набором хромозом," — Эрнст вместе с тем дает и объяснение апомиксиса как следствия гибридизации, как „проявления вызванных путем видовых скрещиваний различных нарушений в половом наборе бастардов"[2].

В свою очередь и Винге, подчеркивая известную зависимость между числом хромозом и партеногенезисом, считает причиной апомиксиса тетраплоидность. Гипотеза происхождения апомиксиса в результате гибридизации, достаточно обоснованная фактическими данными исследования Остенфельда (Ostenfeld 1912) над *Hieracium*, Текгольма (Täckholm 1920, 1922) над *Rosa*[3], Карано (Carano 1919) над *Erigeron Karwinskianus* v. *mucronatus* и др.], разделяется и наиболее авторитетными современными эмбриологами. „Причиной апогамии,— пишет Шюргоф (Schurhoff 1926, стр. 330),— является утрата сродства между гомологичными хромозомами... Сродство гомологичных хромозом, конечно, тем ничтожнее, чем в более дальнем родстве находятся родители, поэтому во многих случаях апогамия является следствием гибридизации".

Число покрытосемянных, обнаруживающих генеративный партеногенезис и апогамию, весьма незначительно, к тому же необходимо принять во внимание, что большая часть зарегистрированных случаев еще нуждается в уточнении и проверке со стороны цитологии, в результате чего представление о гаплоидности клеток, дающих зародыш, по крайней мере в отношении некоторых видов, может быть опровергнуто[4].

---

[1] Овогенной Эрнст называет апогамию в том случае, когда зародыш возникает из яйцеклетки, и соматической — когда зародыш развивается из одной или нескольких соматических клеток гаметофита.

[2] Эрнст считает, что следствием скрещивания видов с одинаковым числом хромозом является апогамия, тогда как гибридизация между видами с различным количеством хромозом приводит лишь к образованию стерильных бастардов.

[3] Между прочим интересно заметить, что Текгольм, рассматривая партеногенезис, апоспорию и нуцеллярную эмбрионию, как три различных случая апомиктического семеобразования, находит возможным подвести их под общее название агамоспермии.

[4] Впрочем, за последние годы количество случаев гаплоидного партеногенезиса среди покрытосемянных значительно возросло за счет полученных при постановке генетических опытов гаплоидных мутантов. Правда, большинство из них возникло неожиданно при экспериментальном скрещивании, однако в некоторых случаях не только удалось цитологически обосновать происхождение их из неоплодотворенной яйцеклетки, но и доказать индуцированную природу этого явления, выявив экспериментальные условия получения гаплоидных мутантов. Довольно подробный обзор достижений последнего времени в этой области дает в своей работе Розенберг (1930), откуда и заимствованы нижеприведенные примеры. Иногда гаплоидный партеногенезис вызывается резким понижением температуры, как напр. у гаплоидных мутантов *Datura stramonium* [Беллинг и Блэксли (Belling and Blakeslee, 1923)]. В других, более частых случаях гаплоидные индивиды возникают как следствие попыток межвидового скрещивания, и тогда стимулом партеногенетического развития яйцеклетки повидимому является действие пыльцы чужого вида. Наиболее ярким выражением этого явления служат гаплоидные мутанты, полученные в результате опыления *Solanum sisymbrifolium* пыльцою *S. nigrum* [Иоргенсен (Jorgensen 1928)] или мутанты, возникшие при видовом скрещивании *Nicotiana* [Клаузен и Манн (Clausen и Mann, 1924)]. Сюда же надо отнести гаплоидные мутанты от скрещивания *Triticum compactum* с *Aegilops cylindrica* (Gaines a. Aase,

Что же касается соматического партеногенезиса и апогамии, то наличие их констатировано у многих представителей покрытосемянных, так Шюргоф (1926, стр. 333) насчитывает 23 исследованных со стороны соматического партеногенезиса рода, а Шнарф (1929, стр. 477—526) приводит еще более обширный список (около 140 родов) апомиктически размножающихся покрытосемянных, правда, включая в него и те растения, у которых отмечено явление полиэмбриони.

На долю семейства *Compositae* падает едва ли не большая часть известных случаев размножения путем соматического партеногенезиса, нередко сопровождаемого полиэмбрионией и апоспорией, т. е. развитием зародышевого мешка не из макроспоры, а из эпидермальной клетки нуцеллюса; у некоторых представителей семейства наблюдается и апогамия, выражающаяся в развитии зародыша из синергид или антипод. В настоящее время с точки зрения апомиксиса исследовано около ста видов семейства *Compositae*.

Соматический партеногенезис найден у следующих видов: *Eupatorium glandulosum* (Хольмгрен, Holmgren 1916, 1919), *Antennaria alpina* (Кернер, Kerner 1876, Юэль, Juel 1898, 1900, Габерландт, Haberlandt 1923), *A. plantaginifolia* (Гриене, Greene 1898), *A. fallax, A. neodioica, A. canadensis, A. parlinii* (Левитт и Шпальдинг, Leavitt and Spalding 1905), *Artemisia nitida* (Киаруджи, Chiarugi 1926), *Taraxacum vulgare* (Lam.) R., *T. Gelertii* R., *T. intermedium* R., *T. Ostenfeldii* R., *T. paludosum* Scop., *T. speciosum* R., *T. decipiens* R., *T. erythrospermum* Andzr. *T. obovatum* (Willd) D. C., *T. glaucanthum* (Lever) D. C., *T. croceum* Dahlst., *T. laevigatum* (Willd) D. C. (Раункиер, Raunkiaer 1903, Мурбек, 1904, Сирс, Sears 1917, 1922, Шторк, Stork 1930), *T. officinale* (Шверe, Schwere 1896, Кирхнер, Kirchner 1904, Юэль, 1904, 1906, Шкорбатов, 1912), *T. albidum* (Осава, Osawa 1913). Впрочем *Taraxacum laevigatum*, по данным Сирса, свойственен и частичный партеногенезис, т. к. наряду с типичным для этого вида процессом полугетеротипического деления, названным автором „амейозисом", иногда происходит почти нормально протекающее редукционное деление. Частичный партеногенезис обнаружен также у *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* (Карано, 1919, 1920, 1921, 1924). Из других видов того же рода партеногенетическими являются *E. annuus* и *E. strigosus* (Хольмгрен, 1919, Тагара, Tahara 1921, Макдональд, Mackdonald, 1927). Далее следуют: *Chondrilla juncea* (Розенберг, 1912), *Hieracium*: 1) секция *Pilosella: H. pilosella, H. flagellare, H. substoloniflorum, H. aurantiacum, H. excellens*. 2-я секция *Archieracium*: *H. glaucum, H. Bornmülleri, H. neocerinthe*, sp. *cerinthoidea, H. silvaticum marginellum, H. caesium* forma *hyparcticum, H. danicum, H. dovrense graenlandicum*, sp. aff. *strictum, H. rigidum* f., *H. boreale, H. laevigatum, H. lacerum, H. umbellatum*, var. *linearifolium*. (Остенфельд и Раункиер, 1903, Остенфельд, 1904, 1906, Розенберг, 1917, Кирхнер, 1904). В результате последних опытов кастрации (Остенфельд, 1910) число апомиктических видов секции *Archieracium* возросло до 60, а в секции *Pilosella* — до 14.

Апогамия отмечена главным образом среди *Hieracium*. Так у *H. aurantiacum* Мурбек (1904) и Шнарф (1919) наблюдали образование зародышей из синергид. Для *H. excellens* характерно происхождение зародышей из клеток эндосперма (Розенберг, 1908, стр. 160), аналогичные случаи наблюдал и Шнарф (1919) у *H. aurantiacum*. У *H. flagellare*, по данным Розенберга (1908, стр. 109), имеет место развитие зародыша из клеток

1926), а так же вызванное действием чужой пыльцы развитие зародыша у *Humulus* [Турнуа (Tournois, 1914)]. Получение двух гаплоидных мутатов из 1700 особей F, от скрещивания *Crepis capillaris* с *C. tectorum* (Hollingshead, 1928) Розенберг также склонен объяснить резким понижением температуры во время скрещивания или считать причиной партеногенетического развития яйцеклетки действие пыльцы чужого вида.

антипод. Далее Мурбек (1904), исследуя *H. grandidens, H. serratifrons*, subsp. *crispatum* и *collophyllum*, subsp. *leiopogon*, правда лишь в трех случаях, видел два зародыша, из которых один имел синергидальное происхождение. У *Erigeron Karwinskianus* Карано (1919, 1920, 1921, 1924) также обнаружил присутствие двух зародышей, впрочем автор склоняется к мысли об экстрануклеарном происхождении придаточного зародыша, что заставляет рассматривать этот факт как явление нуцеллярной эмбрионии.

Апоспория, сопутствующая партеногенезису, обнаружена, напр. у *Artemisia nitida* (Киаруджи, 1926), где нередко одна из клеток эпидермиса нуцеллюса или вегетативная клетка области халацы; увеличиваясь в размерах, внедряется в полость нуцеллюса, вытесняя и замещая собой макроспоры. Аналогичное явление описывает Пальм (Palm, 1914) у *Aster sibiricus*. У *A. Novae Angliae* и *A. undulatus* Пальм (1914, 1915) и Карано (1921) также констатируют апоспорию, хотя Чемберлен (Chamberlain 1895) и Оппермann (Oppermann 1905), впервые исследовавшие эти виды, описывают апоспоровый зародышевый мешок как „антиподальную, способную к оплодотворению оосферу", а Шюргоф (1926, стр. 696) рассматривает это образование антиподальной области у *A. undulatus* как сделавшуюся подвижной синергиду. Розенберг (1906) установил случаи апоспории у *Hieracium flagellare* и *H. excellens*, у последнего вида особенно часто наблюдается развитие диплоидного зародышевого мешка из эпидермальной, вегетативной клетки нуцеллюса, без оплодотворения дающего нормальный зародыш. Для *H. aurantiacum*, по данным того же автора, апоспоровые зародышевые мешки являются преобладающими, развиваются они очень рано и быстро вытесняют еще находящуюся в стадии деления тетраду. У садовой разновидности *H. aurantiacum* Шнарф (1919) также обнаружил в некоторых семяпочках присутствие трех зародышевых мешков: одного нормального и двух, образовавщихся из клеток нуцеллюса; чаще, однако, имеется лишь два зародышевых мешка, причем апоспоровый нередко доминирует над нормальным и даже вовсе вытесняет его.

Соматический партеногезис и апогамия сопровождаются целым рядом существенных отклонений от нормального хода развития гаметофита. Моментом, характеризующим их, является развитие зародышевого мешка из материнской клетки, сохранившей соматическое число хромозом. Диплоидность клеток зародышевого мешка в случаях соматического партеногенезиса и апогамии достигается более или менее ярко выраженной заменой редукционного деления эквационным. В одних случаях, как напр. у *Erigeron annuus* (Хольмгрен, 1919, Тагара, 1921, Макдональд, 1927), у *E. trigosus* (Макдональд, 1927), *Artemisia nitida* (Киаруджи, 1926) или у *Taraxacum officinale, T. laevigatum* и других партеногенетических видов этого рода (Юэль, 1906, Шкорбатов 1910, Осава, 1913, Сирс, 1917) профаза обнаруживает явную склонность к редукционному делению, все стадии, вплоть до синапсиса, протекают вполне нормально, однако в диакинезе хромозомы, полностью или частично, остаются унивалентными, затем приобретают удлиненную форму и в метафазе продольно расщепляются. Таким образом, начинавшееся было гетеротипическое деление постепенно сводится к эквационному, в результате чего дочерние ядра сохраняют соматическое число хромозом. Этот тип деления Розенберг называет полугетеротипическим.

В других случаях профаза производит впечатление соматической, стадия синапсиса отсутствует, вследствие чего весь процесс деления носит чисто соматический характер. Сюда из сложноцветных надо отнести *Eupatorium glandulosum* (Хольмгрен, 1915) и *Antennaria alpina* (Юэль, 1900). Кроме того, соматический характер деления в отдельных случаях наблюдался у *Hieracium excellens, H. flagellare* (Розенберг, 1906) и *Artemisia nitida* (Киаруджи, 1926). Помимо указанных особенностей деления в литературе отмечен еще ряд своеобразных явлений, сопровождающих в некоторых

случаях развитие партеногенетических зародышевых мешков. Напр. у *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* (Карано, 1919,20,21,24) и *Taraxacum laevigatum* (Сирс, 1922) в материнских клетках зародышевого мешка наблюдались картины ложного амитоза. У *Erigeron annuus* Хольмгрен (1919) обнаружил необычайную продолжительность стадии покоя между первым и вторым делениями; ядра материнских клеток у *Eupotorium glandulosum* (Хольмгрен, 1916,1919), сильно вытягиваясь в длину, претерпевают столь же длительную стадию покоя, еще до начала первого, эквационно протекающего деления. У *Artemisia nitida* (Киаруджи, 1926) зародышевый мешок, возникший одним из трех способов, свойственных этому виду, исключительно долгое время остается одноядерным; затем ядро, отодвинутое к халаце и отделенное большою вакуолью, по мере вытягивания зародышевого мешка, приближается вдоль боковой стенки к микропилярному концу и претерпевает трижды повторяющееся деление.

Шнарф (1929, стр. 460) устанавливает для апогамных и партеногенетических зародышевых мешков три типа развития, соответствующих трем основным типам развития нормального гаметофита:

1. Тип Alchemilla, соответствующий нормальному, при котором в результате двух делений образуется тетрада и одна из четырех макроспор дает начало зародышевому мешку.

2. Тип Taraxacum, отвечающий типу Scilla, при котором одно из делений, повидимому гетеротипическое, выпадает и зародышевый мешок развивается из одной дочерней клетки.

3. Тип Antennaria, аналогичный типу Lilium, когда отсутствуют оба спорообразующих деления, и зародышевый мешок развивается непосредственно из материнской клетки макроспор [1].

В последовательном сокращении числа делений, предшествующих образованию зародышевого мешка, Шнарф (стр. 463) видит тенденцию к сокращению развития гаметофита, а постоянство трех делений, ведущих к формированию самого зародышевого мешка и устойчивость его структуры, правда лишь относительная, дают основание считать апомиксис явлением филогенетически более молодым, чем амфимиксис.

Среди исследованных партеногенетических видов *Compositae* тип Antennaria зарегистрирован у *Hieracium boreale, H. laevigatum, H. lacerum H. umbellatum* (Розенберг, 1917, стр. 117), *Erigeron annuus, E. Karwinskianus, Eupatorium glandulosum, Antennaria alpina, Artemisia nitida.*

Тип Taraxacum также свойственен *Artemisia nitida, Taraxacum officinale, T. vulgare, T. laevigatum, T. albidum, T. erythrospermum, Hieracium excellens, H. flagellare* (Розенберг, 1906) и *Chondrilla juncea.*

Тип Alchemilla встречается наряду с двумя предыдущими, лишь у *Artemisia nitida.*

---

[1] Киаруджи (1927) дает следующее подразделение диплоидных зародышевых мешков апомиктических покрытосемянных:

А. Апоспория соматическая, т. е. непрямая. 1. Тип Hieracium (8 ядер). В. Апоспория гонимальная, т. е. прямая. 2. Тип Alchemilla (8 ядер). 3. Тип Taraxacum (8 ядер). 4. Тип. Antennaria (8 ядер). 5. Тип Helosis (4 ядра). 6. Тип Erigeron Karwinskianus (8 ядер).

По Шнарфу (1929, стр. 460), апоспорию Киаруджи понимает как возникновение зародышевого мешка без предшествующего митоза. Он называет апоспорию прямой в том случае, когда зародышевый мешок происходит из материнской клетки зародышевого мешка, и непрямой, когда зародышевым мешком становится одна из соматических клеток спорофита. Того же взгляда держится и Юэль (1900). Реннер (1916) утрату редукционного деления называет апомейозисом и дает иное толкование апоспории, называя этим термином „потерю спорообразования", т. е. те случаи, когда совершенно выпадает образование тетрады.

Наиболее распространенным типом зародышевого мешка не только среди *Compositae*, но и других партеногенетических видов, является восьмиядерный [1].

Наряду с нормально построенными зародышевыми мешками встречаются и сильно уклоняющиеся формы.

Основной неправильностью в строении готового апомиктического зародышевого мешка является менее резко проведенная диференцировка его элементов, менее строго выраженная специализация их, впервые отмеченная Мурбеком (1902) у *Alchemilla* и поставленная им в причинную связь с развитием без редукции хромозом. Особенность эта у партеногенетических видов *Alchemilla* выражается в том, что вторичное ядро зародышевого мешка представляет собой комбинацию ядер самого разнообразного количественного и качественного состава. Наблюдалось увеличение числа полярных ядер до 3, 4 и даже до 5, за счет соответственного уменьшения ядер антипод или реже синергид. То обстоятельство, что при самых разнообразных комбинациях ядер в микропилярном конце вместе с яйцеклеткой остается хотя бы одна из синергид, приводит Шюргофа (1926, стр. 333) к мысли о различии синергид в смысле истории их развития, и заставляет его рассматривать перемещающуюся синергиду как первоначальное брюшное канальцевое ядро. Аналогичный пример увеличения числа полярных ядер за счет ядер антипод и синергид представляет собой *Bourmannia coelestis* (Эрнст и Бернард, Ernst u. Bernard, 1912). У того же вида наблюдается и другой пример затушевывания специфических особенностей элементов зародышевого мешка, выражающийся в том, что все три клетки яйцевого аппарата имеют облик синергид. Целый ряд явлений того же порядка отмечает Пэс (1913) у *Atamasco texana*. Нередко антиподы располагаются здесь в микропилярном конце зародышевого мешка, а яйцевой аппарат сдвигается в сторону; попадается от 2 до 5 способных к развитию яйцеклеток: две яйцеклетки при наличии двух синергид или два нормально выглядящих яйцевых аппарата.

„Таким образом,— пишет Шнарф (1929, стр. 463) по поводу вышеперечисленных аномалий,— целый ряд партеногенетических растений обнаруживает совершенно исключительную склонность к подавлению различия между элементами зародышевого мешка и тенденцию отклоняться от нормального развития его. При этом весьма вероятно, что причиной этих неправильностей является соматическое число хромозом этих зародышевых мешков".

Отмеченные здесь явления, столь характерные для большинства партеногенетических видов, судя по литературным данным, имеют место и среди *Compositae*. Достаточно указать на секцию *Pilosella* рода *Hieracium*, где ядра зародышевого мешка в физиологическом отношении особенно сильно нивеллированы.

Широко распространены среди сложноцветных и другие, свойственные апомиктически размножающимся растениям особенности, в частности, значительные нарушения в процессе слияния полярных ядер.

В одних случах, как напр. у *Artemisia nitida* и *Erigeron annuus*, подобно нормальным половым растениям, полярные ядра всегда сливаются, причем у последнего вида этот процесс осуществляется особенно рано. Наоборот, у *Antennaria alpina* слияние ядер совершенно отсутствует. Переходное положение между этими крайними случаями занимают *Eupatorium glandulosum*, *Hieracium excellens* и *H. aurantiacum*, у которых полярные ядра то сливаются во вторичное ядро зародышевого мешка, то приступают к образованию эндосперма без предварительного слияния друг с другом, при

[1] Четырехядерный известен лишь у *Elatostema acuminatum* (Трейб, 1906, Страсбургер, 1910), а шестнадцатиядерный встречен только один раз, как исключение, у *Atamasco texana* (Пэс, Pace 1913).

этом или оба ядра могут делиться одновременно или же одно из них не принимает участия в образовании эндосперма и, повидимому, дегенерирует. Интересно, что у *Eupatorium glandulosum*, для которого вообще характерен целлюлярный тип эндосперма, Хольмгрен (1919) наблюдал отсутствие клеточных стенок после первого деления обоих полярных ядер.

Известные нарушения наблюдаются также и во времени развития зародыша, так, напр. деление яйцеклетки наступает иногда еще в закрытой цветочной почке.

Соотношение во время развития зародыша и эндосперма тоже сильно варьирует. Так, у *Eupatorium glandulosum* развитие эндосперма предшествует делению яйцеклетки. В других случаях, наоборот, при наличии уже многоклеточного зародыша, ядро эндосперма остается еще не разделившимся. Значительные колебания могут иметь место даже в пределах одного и того же вида; так у *Erigeron annuus* эндосперм может развиваться или одновременно с зародышем, или значительно позже его.

Шаткую зависимость между развитием зародыша и эндосперма Шнарф (1929, стр. 465) ставит в связь с отсутствием побуждающего их к более или менее синхроничному развитию действия спермиев.

Развитие мужского гаметофита сопровождается теми же аномалиями в процессе редукционного деления, что и развитие зародышевого мешка, причем степень редукции числа хромозом как в мужском, так и в женском гаметофите данного вида обычно вполне совпадает. Примером далеко заходящего параллелизма могут служить *Artemisia nitida* и *Chondrilla juncea*. Однако в некоторых случаях полного тождества может и не быть. Так у *Eupatorium glandulosum* редукционный характер деления значительно ярче выявлен в материнских клетках пыльцы, чем при развитии материнской клетки зародышевого мешка.

В процессе развития пыльцы, как и в развитии зародышевого мешка, можно установить два основных типа деления:

1. Может происходить чисто эквационное деление, во время которого половинки продольно расщепившихся хромозом равномерно расходятся к полюсам.

2. Полугетеротипическое, по терминологии Розенберга, т. е. частично-редукционное деление, во время которого а) или большая часть хромозом может делиться эквационно, тогда как остальные, не расщепившись, более или менее равномерно распределяются между обоими полюсами, в) или большая часть хромозом может, не подвергаясь расщеплению отходить к полюсам, и лишь меньшая часть делится эквационно.

Очень часто в пределах одного и того же рода, напр. среди *Hieracium*, имеют место как оба типа деления, так и все виды переходов между ними. Иногда же, как у *Eupatorium glandulosum* и *Artemisia nitida* все перечисленные варьянты наблюдаются в различных особях данного вида или даже в различных цветах одного и того же соцветия. Все же наиболее распространенным типом деления у исследованных партеногенетических видов *Compositae* является полугетеротипическое. Так при развитии пыльцы у *Chondrilla juncea* первые стадии протекают нормально, но в диакинезе и метафазе первого деления образуется лишь несколько гемини, тогда как часть хромозом остается унивалентными. Форма хромозом приближается к соматической, некоторые из них обнаруживают продольную щель, указывающую на происходящее расщепление; в результате число хромозом остается нередуцированным. Стадия анафазы характеризуется неодновременным расхождением хромозом к полюсам. Второе деление, видимо, совсем отсутствует, т. к. тетрад у *Chondrilla juncea* не образуется и пыльца возникает в результате первого же деления. У *Hieracium boreale* отклонения также наблюдаются лишь со стадии диакинеза. Наличие непарных, продольно-расщепляющихся хромозом, запаздывание при расхождении и неравномерное распределение их по дочерним ядрам приводит здесь

к образованию добавочных карликовых пылинок. У *Taraxacum laevigatum* и *T. albidum*, как и у *Chondrilla juncea*, гомеотипическое деление отсутствует, вследствие чего вместо тетрад образуются лишь диады. Для *Hieracium pseudoillyricum*, у которого первое деление материнской клетки пыльцы является чисто эквационным, также считалось характерным отсутствие второй, гомеотипической фазы деления. Тем не менее, как это выяснил по отношению к данному и к другим видам подрода *Archieracium* Розенберг (1917 и 1926), гомеотипическое деление обычно не выпадает. Так у *Hieracium alpinum* и *H. pseudoillyricum* не доведенное до конца полугетеротипическое деление приводит к образованию одного регрессивного ядра, тотчас же вступающего в стадию интеркинеза и затем претерпевающего второе деление. Последнее в свою очередь сопровождается различного рода аномалиями, выражающимися в не чисто эквационном ходе деления, в отставании и выбрасывании хромозом, в картинах ложного амитоза, в гетерогенности внучатных ядер, в образовании способных к прорастанию или стерильных карликовых пылинок. Иногда, как напр. у *Eupatorium glandulosum*, вследствие растворения оболочек материнских клеток и отсутствия цитокинеза, между дочерними и внучатными ядрами возникает общий плазматический тяж с многочисленными ядрами; позднее распадающийся на обособленные участки с варьирующим числом хромозом; нередко слиянию подвергаются даже ядра и веретена. Образование этих различных по размерам и количеству заключенных в них ядер протоплазматических комков иногда происходит и на более ранних стадиях, еще до деления материнских клеток пыльцы. Многие роды характеризуются дегенерацией, частичной или полной стерильностью пыльцы, особенно распространенной среди *Taraxacum*.

Семяпочка *Parthenium argentatum*, залагающаяся несколько эксцентрически на дне образованной плодолистиками полости завязи, в начале является прямостоячей, затем нуцеллюс оказывается сбоку и наконец, очевидно вследствие сильного роста интегумента, семяпочка становится обращенной. Как и у других *Compositae*, она относится к типу тенуинуцеллярных семяпочек, одета одним интегументом и состоит из одного лишь эпидермального слоя клеток нуцеллюса, непосредственно прилегающего к единственной археспориальной клетке, которая, не отчленяя кроющих клеток, прямо приступает к спорообразованию, являясь, следовательно, в то же время и материнской клеткой макроспор. По мере того, как семяпочка становится обращенной, археспориальная клетка, неуклонно увеличивающаяся в размерах, все более диференцируется от окружающих ее клеток и по характеру своего содержимого. В течение не слишком продолжительной стадии покоя ядро материнской клетки макроспор занимает центральное положение, оно неправильно округлой, местами угловатой формы, и содержит одно крупное или два неравных, сильно красящихся ядрышка (рис. 1). Цитоплазма, более темная и плотная у периферии, в центральной части имеет несколько клочьевидную структуру. Окружающие клетки нуцеллюса, преимущественно пяти-шестигранной формы, содержат светлую, негустую, слегка вакуолированную плазму и округлые ядра с одним-двумя ядрышками, окруженными светлыми двориками. Ядра этих клеток обнаруживают значительно более грубо-зернистую структуру, чем покоющееся ядро археспориальной клетки. Первое видимое подготовление материнской клетки макроспор к делению заключается в формировании тонкой хроматиновой сеточки, характеризующей стадию лептонемы (рис. 2). Ядро к этому моменту сильно вытягивается и несколько смещается в халазальном направлении, ядрышко, иногда снабженное небольшою вакуолью, достигает максимальных размеров и располагается обыкновенно в самом центре. Известные изменения вместе с тем наступают и в эпидер-

миальных клетках нуцелюсса. Как сами клетки, так и содержащиеся в них ядра сильно вытягиваются, а число ядрышек теперь нередко достигает 3—4. Обращает на себя внимание особенно плотное соединение 2—3 клеток эпидермиса на микропилярном конце, сохраняющееся и на более поздних стадиях, в период разрушения нуцеллюса. Уже к этому времени совершенно ясно диференцируется внутренний слой клеток интегумента — будущий интегументальный тапетум. В дальнейшем ядро археспориальной клетки сильно увеличивается, приближается к микропилярному концу, снова округляется и вступает в нормально протекающую стадию синапсиса (рис. 3). Расположение хроматиновой нити в достаточно рыхлый клубок с отдельными, тянущимися к периферии петлями, свойственное аналогичной стадии в материнских клетках пыльцы, сохраняется и здесь. Ядрышко еще более интенсивно красящееся, сильно сжавшееся, иногда несколько угловатое, помещается внутри или чаще вне хроматинового клубка. Начиная со стадии синапсиса, плазма материнской клетки постепенно приобретает струйчатый характер, свойственный ей и в дальнейшем. В стадии пахинемы (рис. 4) сильно уплотненная хроматиновая нить располагается, как обычно, густою сетью по всему ядру, а затем сегментируется на отрезки, весьма постепенно формирующиеся в хромозомы. Гемини образуются не синхронично, тогда как первые, вполне сформировавшиеся пары группируются преимущественно возле ядрышка, занимающего центральное положение и в этот период очень слабо красящегося, остальная полость ядра еще долго остается занятой отрезками нити и комками хроматина неясных очертаний (рис. 5). Хромозомы в диакинезе почти круглые, все одинаковой величины, но значительно мельче, чем при развитии мужского гаметофита; количество гемини приближается к 36, числу, являющемуся, как известно, гаплоидным для данного вида. В стадии метафазы ядерная оболочка растворяется и в центре обширной ядерной полости залагается правильное биполярное веретено. Протоплазма более плотным и темным кольцом группируется вокруг ядра, тогда как в остальных частях ее появляются вакуоли, особенно крупные и своеобразно в виде розетки расположенные в халазальном конце материнской клетки. Хромозомы лежат так компактно, что с трудом поддаются подсчету, затем расходятся, не обнаруживая соматического расщепления, путем разъединения обоих компонентов пары.

Таким образом при развитии женского гаметофита несомненно происходит редукционное деление.

Однако необходимо отметить, что этот процесс сопровождается аномалиями, быть может не так резко выраженными, и не столь постоянными, но вполне аналогичными тем, которые наблюдаются и при развитии пыльцы. Так, напр, имеет место неодновременное расхождение хромозом к полюсам, удержание известной группы их на нитях веретена в конце анафазы гетеротипического деления (рис. 6) и выбрасывание отдельных хромозом за пределы веретена в ядерную полость во время метафазы гомеотипического деления (рис. 8). Некоторые неправильности наблюдаются также и в строении самого веретена, оно то расщепляется надвое (рис. 6), то приобретает несколько необычную форму, благодаря перехвату в области экватора и веерообразному расхождению нитей по направлению к полюсам.

Образовавшиеся в результате гетеротипического деления дочерние ядра вступают в непродолжительную стадию интеркинеза, в течение которого хромозомы, группируясь попарно, настолько четко сохраняют свою индивидуальность, что сравнительно легко удается их подсчитать; количество хромозом в каждом из дочерних ядер приближается к 36, что опять-таки является лишним доказательством происшедшей редукции. Между ядрами диады едва намечается тонкая плазматическая перегородка, расположенная несколько наискось и обращенная сводом в сторону халазальной части семяпочки. Нередко вместо нормального распределения хромозом между двумя дочерними ядрами наблюдается образование третьего

добавочного ядра. Как видно из рис.7, изображающего одну из таких триад, третье ядро является микронуклеусом и содержит всего лишь 8 хромозом, оно расположено в халазальной части среди паутинообразных тяжей протоплазмы и отделено от соседнего ядра крупными вакуолями. Два других ядра имеют вполне нормальные размеры; среднее ядро грушевидной, а микропилярное правильно округлой формы, и помимо четко диференцированных 34 попарно сгруппированных хромозом и отрезков нити, заключает небольшое компактное, очень темное ядрышко. Вблизи тонкой плазматической перегородки расположено хроматиновое экстрануклеарное тельце, которое, судя по тому, что общее количество хромозом данной триады равно 74, сформировалось, вероятно, за счет двух недостающих хромозом.

Несомненно, что и присутствие экстрануклеарного тельца и образование добавочного карликового ядра являются результатом ранее отмеченных аномалий в процессе редукционного деления.

Нуцеллюс в описываемый период еще вполне хорошо сохраняется и попрежнему плотным кольцом сильно вытянувшихся клеток охватывает материнскую клетку. Некоторое обеднение клеток нуцеллюса протоплазмой, являющейся первым признаком его дегенерации и намечающееся еще со стадии спиремы, теперь приводит к образованию большого количества довольно крупных вакуолей. Между тем уже сформировался и тапетум. Он состоит из клеток, плотно соединенных между собой, содержащих светлую, мелко-зернистую, не вакуолизированную плазму и по одному почти округлому ядру с одним крупным и двумя-тремя мелкими ядрышками. Судя по положению ядер и таблетчатой форме, клетки тапетума, видимо, только-что претерпели несколько последовательных делений в продольном направлении, вследствие чего образовалась обширная полость, лишь на $^2/_3$ занятая нуцеллярной частью семяпочки. Микропилярная треть ее остается свободной, такое соотношение сохраняется и в дальнейшем, вплоть до первого деления ядра зародышевого мешка. Таким образом развитие окаймленной интегументальным тапетумом полости предшествует развитию, впоследствии целиком заполняющего ее, зародышевого мешка, значительно опережая его.

Гомеотипическое деление, нередко сопровождающееся уже отмеченными выше неправильностями, протекает очень быстро. Во время метафазы протоплазма более густым и темным слоем группируется вокруг ядер, не образуя, впрочем, особенно плотного кольца, столь характерного для многих сложноцветных и, в частности, неизменно присутствующего при микроспорогенезисе у данного вида. Результатом гомеотипического деления является образование четырех макроспор, из которых нижняя, т. е. халазальная впоследствии развивается в зародышевый мешок и уже с самого начала отличается от остальных большим размером, несколько более светлой, слегка вакуолизированной плазмой и крупным, обнаруживающим деятельное состояние ядром (рис. 9а). Остальные мегаспоры, начиная с ближайшей к хазальной, последовательно подвергаются дегенерации. Первым признаком наступления этого процесса является сильное потемнение сначала ядрышка, затем ядра и наконец всего протопласта. Отмирающая микроспора становится линзообразной, соответствующим образом деформируется и круглое вначале ядро; в дальнейшем, под влиянием все прогрессирующей редукции и давления разрастающейся халазальной макроспоры, потенциальные мегаспоры еще сильнее сплющиваются в продольном направлении, приобретая почти лентовидную форму. Рис. 10а фиксирует момент, когда халазальная макроспора по своим размерам превосходит все три остальные, ядро ее несколько вытянувшееся, с крупным ядрышком, окруженным широким двориком, занимает центральное положение и обнаруживает тонкую хроматиновую сеть, вступая в профазу приближающегося деления. Следующая за ней макроспора находится в последней стадии дегенерации, имеет черное, совершенно бесструктурное ядро и очень темную

гомогенную плазму. До некоторой степени редукция коснулась и третьей макроспоры, между тем как микропилярная все еще сохраняет первоначальную клиновидную форму и вполне нормальный общий облик. Как правило, наблюдается строгое соответствие между темпом развития халазальной макроспоры и отмиранием потенциальных макроспор, иногда, впрочем, редукция последних протекает быстрее.

Дальнейшее развитие ядра халазальной мегаспоры характеризуется образованием более плотных нитей, которые, постепенно укорачиваясь и утолщаясь, формируются в хромозомы (рис. 10 b, c). В течение этого периода ядро несколько смещается в халазальном направлении; цитоплазма остается светлой и слегка вакуолизированной. Остатки редуцированных макроспор в виде трех, или чаще двух, совершенно деформированных образований, в течение очень непродолжительного времени еще сохраняются на микропилярной части развивающегося зародышевого мешка; в некоторых случаях они наблюдаются еще во время четырехядерной стадии зародышевого мешка (рис. 13), обычно же исчезают еще раньше.

Важно отметить, что в течение всего длительного периода отмирания макроспор в любой из них часто можно наблюдать присутствие хроматинового экстрануклеарного тельца или даже вполне четко диференцированного добавочного ядра (рис. 9a, b), что опять-таки является следствием неправильного расхождения хромозом к полюсам и выбрасывания известной части их в клеточную плазму во время гомеотипического деления. Этот процесс вполне гомологичен наблюдаемому при микроспорогенезисе образованию пентад и гексад, разница заключается лишь в том, что в данном случае, в виду отсутствия цитокинеза, эти карликовые ядра не образуют самостоятельных макроспор, а остаются в качестве придаточных ядер и в дальнейшем нацело дегенерируют вместе с теми макроспорами, в плазме которых они погружены. Если добавочное ядро принадлежит халазальной макроспоре, оно, не вступая в деление, продолжает существовать довольно долгое время, и иногда остатки его сохраняются даже в период четырехядерной стадии зародышевого мешка.

Нельзя не упомянуть еще о значительном разнообразии размеров всей нуцеллярной части семяпочки на одной и той же стадии ее развития. Это положение косвенно можно иллюстрировать сравнением сделанных при одинаковом увеличении рис. 9 a, изображающего только-что сформировавшиеся макроспоры, и рис. 10 c, передающего хотя и более старую, но значительно меньшую по своим размерам тетраду. Не менее резко разнообразие объемов выступает в уже готовых зародышевых мешках (рис. 16 и 17).

Параллельно с развитием халазальной макроспоры происходит отмирание нуцеллярного эпидермиса. Процесс этот осуществляется в высшей степени медленно, благодаря чему в течение почти всего периода существования тетрады нуцеллюс в общем все же хорошо сохраняется. Сначала лишь отдельные клетки, преимущественно халазальной части нуцеллюса, проявляют первые признаки дегенерации, выражающиеся в потере ядерной структуры и общем потемнении всего протопласта: клетки микропилярного конца между тем обнаруживают лишь сильную вакуолизацию. Под влиянием все увеличивающегося растяжения растущей макроспорой все больше теряется четкость клеточных очертаний. Особенно сильному вытягиванию, ведущему в конце концов к разрыву, подвергаются клетки центральной области; остатки нуцеллюса увлекаются растущим зародышевым мешком вниз и некоторое время еще сохраняются на его микропилярном конце в виде черных, змеевидных придатков; точно также и в антиподальном конце зародышевого мешка обычно вплоть до восьмиядерной стадии можно наблюдать остатки нуцеллярной ткани (рис. 11, 12, 14). Лишь в виде исключения отдельные дегенерировавшие клетки нуцеллюса встречаются и на готовом к оплодотворению зародышевом мешке (рис. 17). Как видно,

продолжительность существования нуцеллюса у *Parthenium argentatum* в общем несколько меньше, чем, напр., у относящегося к той же группе *Heliantheae - Melampodinae* рода *Silphium*, где нуцеллярный колпачок не только всегда сохраняется на вершине уже вполне сформировавшегося зародышевого мешка, но еще продолжает, по мнению автора, проявлять известную жизнедеятельность, развивая большое количество вакуолей и даже расти (см. Меррель, Merrell, 1900, табл. V, рис. 38 и табл. VI, рис. 43 и 44). Иногда, впрочем, у гвайюлы дегенерация раньше других охватывает клетки микропилярной части нуцеллюса, тогда последний разрывается не в середине, а на микропилярном конце, образуя бахромчатую оторочку вокруг пробившейся сквозь него вершины зародышевого мешка (рис. 11).

Зародышевый мешок сравнительно долго остается одноядерным, затем ядро его приступает к первому делению, стадия телофазы которого сопровождается появлением в экваториальной части веретена едва заметной зернистости (рис. 11). Процесс деления, протекающий в самом центре клетки, где сосредоточена и основная масса плазмы, происходит в продольном направлении, так что дочерние ядра не занимают экваториального положения, как напр. у *Silphium* (Merrell, 1910, табл. V, рис. 34), а сразу же ориентируются к полюсам. Только-что сформировавшиеся ядра богаты хроматином, обнаруживают грубо зернистую, позднее сетчатую структуру и содержат по одному ядрышку, в которых нередко уже присутствует небольшая центральная вакуоля, столь обычная для более поздних стадий развития зародышевого мешка.

В период двуядерности зародышевый мешок не лежит уже как раньше совсем свободно в образованной интегументом полости, теперь между ним и тапетумом остается лишь сравнительно узкая щель (рис. 12). Фигуры деления, попадавшиеся в клетках тапетума, свидетельствуют о все еще продолжающемся росте этой ткани, теперь едва поспевающей за быстро увеличивающимся в своих размерах зародышевым мешком.

Следующее деление ядер зародышевого мешка, как и первое, осуществляется в продольном направлении, вследствие чего ядра, как правило, располагаются друг над другом; лишь иногда одна, чаще микропилярная пара ядер лежит несколько наискось (рис. 13). Приблизительно с этого момента наблюдается значительное обеднение зародышевого мешка протоплазмой и образование большого количества крупных вакуолей, более густая и темная плазма сохраняется лишь вблизи ядер, откуда сравнительно плотными тяжами расходится к периферии. Иногда, как уже отмечалось, на этой стадии присутствует окруженное светлым ореолом плазмы хроматиновое тельце, видимо, представляющее собой остаток дегенерировавшего микронуклеуса, принадлежавшего халазальной макроспоре.

Третье деление приводит к образованию восьми ядер, быстро ориентирующихся в направлении, свойственном готовому зародышевому мешку (рис. 14). Интересно заметить, что у гвайюлы раньше одеваются оболочками протопласты антиподального конца, тогда как у того же *Silphium*, повидимому, скорее окончательно формируется микропилярный комплекс клеток (Merrell, 1900, табл. 1, рис. 37). Далее от обеих тетрад отделяются верхние и нижние полярные ядра, позднее сливающиеся во вторичное ядро зародышевого мешка. Три микропилярных ядра образуют всегда четко диференцированный яйцевой аппарат, состоящий из одной яйцеклетки и двух синергид, остальные три ядра составляют антиподальную группу.

Таким образом у исследованной формы гвайюлы происходят все пять делений, ведущих к формированию восьмиядерного зародышевого мешка. Прекращения развития на четырехядерной стадии или образования нормального пятиядерного зародышевого мешка, как, напр. у *Elatostema sessilis*, не наблюдается. Как правило, в зародышевом мешке проводится строгая специализация его ядерных элементов.

Вполне сформировавшийся зародышевый мешок, по сравнению с нуцеллюсом, заметно увеличивается в своих размерах, впрочем величина различных зародышевых мешков сильно варьирует. Первоначально на всем своем протяжении зародышевый мешок имеет почти одинаковый диаметр (рис. 15), позднее становится грушевидным, наиболее сильно расширяясь на уровне дна яйцеклетки (рис. 16 и 18); иногда, однако, и в дальнейшем зародышевый мешок сохраняет цилиндрическую форму (рис. 17). Яйцевой аппарат гвайюлы по своей структуре очень близок к типу других сложноцветных (рис. 15). Две длинных, грушевидных, совершенно одинаковых синергиды располагаются рядом, слегка налегая друг на друга и на $^2/_3$ прикрывая яйцеклетку, суженный конец их довольно далеко вдается в микропиле что вообще характерно для сложноцветных. В молодом возрасте они лишены вакуолей и содержат крупные, овальные, расположенные в середине ядра. Яйцеклетка в нижней своей части наполнена густой, а в верхней более разреженной и светлой плазмой, однако вакуолей на этой стадии не наблюдается, да и в дальнейшем присутствие их в оосфере не обязательно, хотя в большинстве случаев все же имеется одна крупная вакуоль в микропилярной области, а иногда и вторая, значительно меньшая на противоположном конце (рис. 25). Ядро яйцеклетки от начала до конца остается лежать в ее наиболее богатой протоплазмой нижней части. Как по своим размерам и форме, так и по содержанию в ядрышке центральной круглой вакуоли оно вполне тождественно с обоими полярными ядрами.

Антиподы занимают обычно $^1/_3$, а иногда и несколько большую часть зародышевого мешка. Число их колеблется между тремя и двумя, причем последнее все же является преобладающим. Двуклетный антиподальный комплекс с нижней одноядерной и верхней двуядерной антиподой известен среди *Compositae,* напр., у некоторых видов *Eupatorium* (Holmgren 1919) и *Bidens* (Дальгрен, Dahlgren, 1920), у *Helianthus annuus* (Гегельмайер, Hegelmayer 1889, Täckholm 1916, Dahlgren 1924), *Cosmos bipinnatus, Cosmidium Burridgeanum* (Täckholm 1916), *Xanthium spinosum* (Hegelmayer 1889), *Grindelia squarrosa* (Хоу, Howe 1926), *Arnica montana* (Афцелиус, Afzelius 1924,) и др. У *Parthenium argentatum* при наличии лишь двух антипод или наблюдается точно такое же количественное соотношение ядер, как и у других, вышеприведенных сложноцветных, или же верхняя клетка оказывается тоже одноядерной, но как сама клетка, так и принадлежащее ей ядро вдвое превосходя нормальные размеры, что является доказательством развития этой гипертрофированной антиподы за счет двух верхних клеток. Этому факту может быть дано два объяснения. С одной стороны возникновение крупной клетки можно рассматривать как явление вторичного характера, как результат последующего слияния второй и третьей антипод; с другой стороны происхождение ее может быть следствием отсутствовавшего в самом начале образования перегородки между двумя верхними антиподами и часто осуществляющегося очень раннего слияния принадлежащих им ядер. Последнее предположение кажется наиболее отвечающим действительности, т. к. ни разу не приходилось наблюдать неизбежного в первом случае растворения уже готовой клеточной оболочки и постепенного слияния двух протопластов Так же и Текгольм (1916), проследивший процесс развития двух антипод взамен трех у *Cosmos* и *Cosmidium*, рассматривает это явление как результат отсутствия цитокинеза в самый ранний период формирования антиподального комплекса. В свою очередь и Шнарф (1929, стр. 160) считает присутствие двуклеточного антиподального аппарата следствием редуцированного развития и ставит его в связь с расположением обоих халазальных ядер в период четырехядерной стадии зародышевого мешка и распределением цитоплазмы и клеточного сока. Как правило, антиподы располагаются в один ряд друг над другом, что свойственно также и большинству других *Compositae* и несомненно стоит в связи с незначи-

тельной шириной зародышевого мешка, исключающей возможность иного расположения их. В редких случаях, когда позволяют размеры мешка, встречается иное близкое к треугольному расположение антиподальных клеток (рис. 16). Ядра антипод отличаются обилием ядрышек и структурой, свойственной ядрам тапетума и других, выполняющих питающую функцию тканей. Первоначально в антиподах содержится по одному ядру, позднее все три клетки оказываются двуядерными (рис. 16 и 18) или в том случае, если их всего две, в верхней клетке образуется четыре ядра (рис. 20). Как видно, ядра этой клетки, возникшей за счет двух верхних антипод, и слившись, не теряют своей индивидуальности, сохраняя способность к самостоятельному делению, что выражается в присутствии в данной клетке четырех ядер. Тенденции к большему увеличению количества ядер антипод у гвайюлы, в противоположность другим *Compositae*, не наблюдается. Ядра, видимо, делятся амитотическим путем, о чем, между прочим, свидетельствует и полное отсутствие картин кариокинетического деления. Вторичное слияние двух ядер носит лишь случайный характер и встречается приблизительно с момента первых делений ядра эндосперма. В молодом, еще цилиндрическом зародышевом мешке антиподы снабжены многочисленными небольшими вакуолями, позднее они обнаруживают обилие густой и темной плазмы, а затем в период развития зародыша снова обогащаются вакуолями. Антиподы у *Parthenium argentatum* отличаются удивительной жизнеспособностью, продолжая существовать в довольно хорошей сохранности даже при наличии уже многоклеточного зародыша (рис. 22) и формирующегося эндосперма (рис. 21). Наконец оттесненные и сильно сдавленные развивающимся эндоспермом, антиподы съеживаются, темнеют, лишаются ядер и таким образом дегенерируют; более ранняя дегенерация их наблюдается лишь в исключительных случаях (рис. 23).

Оба полярных ядра совершенно одинаковы по своим размерам, форме и структуре и обнаруживают большое сходство с ядром яйцеклетки. Они почти правильно округлой формы, обладают тонко-сетчатой структурой и содержат не слишком интенсивно красящиеся ядрышки с одной центральной вакуолью (рис. 15, 16, 28a). Иногда в полярных ядрах, а впоследствии и во вторичном ядре зародышевого мешка, вместо одной округой нуклеолярной вакуоли заключается 2-3 более мелких и более разнообразных по своей форме (рис. 25, 28d). Полярные ядра не долго сохраняют свое первоначальное положение. Вскоре они направляются к центру пока еще мелко вакуолизированной первичной клетки эндосперма, соприкасаются друг с другом и в процессе слияния вплотную приближаются к основанию яйцеклетки (рис. 15, 16, 28a), где и осуществляется полное слияние их (рис. 17). Этот процесс развертывается в такой последовательности: сначала ядра тесно прижимаются друг к другу (рис. 28a), в точке их соприкосновения растворяется ядерная оболочка (рис. 28b), затем сливаются ядрышки (рис. 28c, d) и наконец возникает ядро эндосперма с вакуолизированным и нередко достигающим гигантских размеров ядрышком (рис. 28c, 25). Как правило слияние полярных ядер заканчивается еще задолго до первого деления яйцеклетки и до оплодотворения ядра эндосперма. Однако в отдельных случаях процесс слияния нельзя считать законченным и в самый момент его оплодотворения, т. к. вторичное ядро зародышевого мешка все еще обнаруживает ясную двулопастность и обособленность обоих ядрышек. Картины, несомненно свидетельствующей о происходящем у *Parthenium argentatum* оплодотворении яйцеклетки, видеть не удалось. Правда незадолго до начала развития зародыша в ядре яйцеклетки сплошь и рядом можно констатировать наличие двух различной величины ядрышек (рис. 16, 27a, b), которое обычно понимается как косвенное доказательство осуществившегося процесса оплодотворения; однако маленькое ядрышко может и не принадлежать сперм-

мию, а лишь отпочковаться от первичного ядрышка яйцеклетки. Основываться на одном этом факте при решении вопроса об оплодотворении вообще очень рискованно, а в отношении гвайюлы, подозреваемой в партеногенетическом развитии, требуется тем большая осторожность. Неоднократно приходилось видеть остатки пыльцевой трубки, проникшей в зародышевый мешок путем нормальной порогамии. Никаких приспособлений, препятствующих этому явлению и отмеченных у некоторых, обычно партеногенетически размножающихся растений в виде закупорки микропилярного канала у *Wikstroemia indica* L. (Winkler 1904) или плотной, почти кутинизированной оболочки, одевающей зародышевый мешок у *Thismia clandestina* (Meyer, 1910) — у *Parthenium argentatum* не наблюдается. Момент проникновения спермиев в зародышевый мешок гваюлы удалось зафиксировать лишь один раз (рис. 17). Обе синергиды оказались сильно смещенными и деформированными. Спермии были представлены в виде голых, удлиненных и заостренных на концах ядер. По сравнению с последними моментами их пребывания в пыльцевом зерне, они казались более уплотненными, слегка согнутыми и, как будто, находящимися в состоянии некоторого сокращения; спиральной закрученности, свойственной другим *Heliantheae*, они не обнаруживали. Оба спермия одинаковы по своим размерам и значительно меньше ядер яйцеклетки и эндосперма.

Если вопрос об оплодотворении яйцеклетки у *Parthenium argentatum* остается открытым, то в отношении вторичного ядра зародышевого мешка есть полное основание решить его в положительном смысле. Оплодотворение ядра эндосперма всегда осуществляется очень поздно, иногда лишь после образование двуклеточного зародыша (рис. 18). В момент оплодотворения спермий является сильно разбухшим, во много раз увеличившимся против своего первоначального размера и принявшим очертания неправильного овала (рис. 18, 28 f). Для завершения картины оплодотворения ядра эндосперма нужно упомянуть еще о некоторых явлениях, заставляющих считаться с возможностью у *Parthenium argentatum* диспермии, т. е. оплодотворения одного ядра двумя спермиями [1]. Так на рис. 28 g два меньших, одинаковых между собою ядра с небольшими, бледно-серыми ядрышками могут быть истолкованы только как два спермия, одновременно сливающихся с ядром эндосперма. Далее, чрезвычайно крупные, лопастные, уже оплодотворенные ядра эндосперма с одним очень большим ядрышком, возникшим в результате слияния обоих полярных ядер и двумя меньшими, видимо принадлежащими двум спермиям,—по всей вероятности представляют собою продукт дисперматического оплодотворения (рис. 28 h, i, 26). Они в высшей степени напоминают картину оплодотворения двумя спермиями ядра яйцеклетки у *Gagea lutea* (Nêmec, 1912) и заставляют высказать предположение о том, что у *Parthenium argentatum*, быть может за счет оплодотворения яйцеклетки, происходит дисперматическое оплодотворение ядра эндосперма. Аналогичный случай уже наблюдался у гаплоидного мутанта,

[1] Случаи диспермии отмечались и ранее, но всегда лишь в отношении ядра яйцеклетки (Strasburger, 1884, стр. 64, Dodel, 1891, стр. 170, Немец, Nemec, 1912). Обычно они связаны с присутствием в зародышевом мешке нескольких спермиев, что, по мнению Шнарфа, подкрепленному многочисленными примерами (1929, стр. 313), может произойти вследствие одной из следующих трех причин. Наиболее часто это достигается внедрением в зародышевый мешок нескольких пыльцевых трубок. Второй причиной появления в зародышевом мешке нескольких спермиев может послужить образование большего числа мужских ядер в пыльцевом зерне. И, наконец, не исключена возможность функционирования в качестве третьего спермия вегетативного ядра. У *P. argentatum* присутствия в зародышевом мешке более двух свободных спермиев не было замечено, если оно все же имеет место, то проникновение лишних спермиев в данном случае наиболее удачно может быть объяснено внедрением добавочных пыльцевых трубок, два других толкования этого явления, приводимых Шнарфом, в отношении гвайюлы, видимо, отпадают, т. к. образования большего числа ядер в мужском гаметофите у нее не наблюдается, а вегетативное ядро, которое могло бы сыграть роль третьего спермия, у этого растения дегенерирует еще в пыльцевом зерне.

полученного в результате скрещивания *Triticum compactum* с *Aegilops cylindrica* (Gaines и Aase, 1926).

Ни полиэмбриония, ни апогамии у исследованной формы гвайюлы не наблюдается. Всегда имеется лишь один зародыш, развивающийся исключительно из яйцеклетки. Переход ядра из яйцеклетки в деятельное состояние характеризуется появлением многочисленных отрезков хроматиновой нити (рис. 28i). Первая перегородка проходит в поперечном направлении, отделяя нижнюю клетку, в дальнейшем образующую тело зародыша, и верхнюю, более крупную, снабженную вакуолью клетку, из которой развивается подвесок (рис. 18). Первая перегородка при делении собственно эмбриональной клетки проходит также в поперечном направлении, что свойственно и другим *Compositae,* но противоречит данным Мерреля (1900, стр. 126) относительно *Silphium*, у которого первая перегородка является радиальной. Делению эмбриональной клетки предшествует отчленение от первичной клетки подвеска располагающейся между нею и телом зародыша небольшой, но богатой плазмой клетки; в таком виде подвесок сохраняется в течение первых стадий развития зародыша (рис. 22). В дальнейшем из этой пограничной клетки путем интеркалярного роста, вследствие заложения исключительно поперечных перегородок, возникает один довольно длинный ряд мелких клеток (рис. 24); к моменту, когда в зародыше начинают намечаться семядоли, подвесок становится почти нитевидным. Обычно вплоть до первых делений яйцеклетки прекрасно сохраняются обе синергиды (рис. 16, 18, 19). Сильно видоизменяясь в связи с развитием мощного подвеска, они продолжают еще существовать и при наличии многоклеточного зародыша, хотя в этот период обычно синергиды уже бывают охвачены дегенерацией (рис. 23). Иногда первые признаки отмирания — потеря ядерной структуры и потемнение протоплазмы наблюдаются и до первого деления яйцеклетки (рис. 27a, b). Нередко в период развития зародыша сохраняется лишь одна из синергид, другая, быть может, пострадавшая при прохождении пыльцевой трубки, дегенерирует раньше (рис. 22).

Строгого соотношения во времени развития зародыша и эндосперма у *Parthenium argentatum* установить нельзя. Как правило, развитие эндосперма сильно задерживается, и нередко при наличии уже многоклеточного зародыша ядро эндосперма все еще находится в покоящемся состоянии (рис. 22 и 23). В литературе аналогичные факты объясняются отсутствием стимулирующего действия спермиев (Schnarf, 1929, Chiarugi, 1926), однако в данном случае, как показывает рис. 22, пребывающее в длительной стадии покоя вторичное ядро зародышевого мешка является уже оплодотворенным. В виде редкого исключения развитие эндосперма предшествует первому делению яйцеклетки (рис. 19). Одновременного начала развития зародыша и эндосперма наблюдать не приходилось. Вступление вторичного ядра зародышевого мешка в деятельную фазу сопровождается увеличением его размеров, а иногда и количества ядрышек. Вслед за первым же делением ядра возникает поперечная перегородка (рис. 19), делящая первичную клетку эндосперма на две приблизительно равных части (рис. 20)[1]. Заложение второй перегородки точно так же происходит в поперечном направлении (рис. 21), и в этом нельзя не заметить полного параллелизма с последовательностью стенкообразования при развитии зародыша. Каждое деление ядра эндосперма непременно сопровождается цитокинезом, последующего амитотического умножения количества ядер не происходит, вследствие чего эта ткань состоит исключительно из одноядерных клеток. В ядрах эндосперма позднейших генераций иногда все еще удается обнаружить присутствие трех ядрышек, что, по мнению Шюргофа (1926, стр. 340—341),

[1] Керквуд (Kirkwood, 1910, стр. 200) также считает, что у *Parthenium argentatum* G. эндосперм с самого же начала развивается целлюлярно; „The endosperm is cellular from a very early condition". (За неимением подлинника цитировано по Дальгрен, 1924).

является косвенным указанием на триплоидность; прямых данных по этому вопросу, к сожалению, нельзя привести; т. к. попытка подсчета хромозом вследствие чрезвычайно сильной склеенности их не дала никаких результатов.

С первых стадий развития эндосперма наблюдается интенсивное деление клеток тапетума, преимущественно в поперечном направлении, ведущее, очевидно, к образованию оболочек семени (рис. 21). В этот период формирования семени особенно ярко выступает выполняемая антиподами роль клеток, проводящих пластические вещества из окружающих их тканей. Тогда как сами антиподы находятся еще в хорошем состоянии, прилегающие к ним клетки тапетума, а также комплекс других близлежащих тканей оказываются целиком использованными (рис. 19, 20, 21). Остатки их еще сохраняются в виде длинного, глубоко уходящего, черного тяжа (рис. 19). Разрушением охвачены и более отдаленные клетки халазальной области, что выражается в значительном обеднении их цитоплазмой. Перемещение ядер этих клеток на внутреннюю стенку, т. е. в направлении, ближайшем к абсорбирующему аппарату, косвенным образом свидетельствует о привлечении и их в качестве пластического материала к построению семени.

Таким образом, изучение истории развития женского гаметофита у *Parthenium argentatum* G. показало, что процесс этот не обнаруживает существенных отклонений от типа, свойственного другим представителям группы *Heliantheae* [1].

Материнской клеткой макроспор является, как обычно, единственная, возникающая непосредственно под эпидермальным слоем нуцеллюса археспориальная клетка, которая, не отчленяя кроющих клеток, последовательно претерпевает гетеро- и гомеотипическое деление и образует тетраду. Халазальная из четырех макроспор развивается в зародышевый мешок нормального восьмиядерного типа с одной яйцеклеткой, парой грушевидных синергид и двумя полярными ядрами, как правило, еще задолго до первого деления яйцеклетки сливающимися во вторичное ядро зародышевого мешка. Антиподальный комплекс, состоящий из двух — реже трех — располагающихся преимущественно друг над другом клеток, отличается отсутствием свойственной большинству других *Heliantheae* тенденции к последующему увеличению количества клеток и, главным образом, интенсивному размножению ядер; наибольшее количество их в антиподальных клетках у *Parthenium argentatum* достигает лишь четырех. Другой особенностью антипод является значительная продолжительность их существования, вплоть до развития многоклеточного зародыша и эндосперма. Спермии не обнаруживают свойственной некоторым *Heliantheae* спиральной закрученности; в момент проникновения в зародышевый мешок по форме они очень близки к последним стадиям их пребывания в пыльцевом зерне, отличаясь лишь некоторой согнутостью и большей компактностью; во время копуляции с ядром эндосперма они являются овальными и сильно разбухшими. Развитие зародыша характеризуется, как и у большинства других *Compositae*, заложением первой перегородки при делении собственно эмбриональной клетки в поперечном направлении, а не в радиальном, как отмечает Мерель (1900, стр. 126) у *Silphium*. Параллельно с развитием зародыша возникает подвесок вначале мощный и одноклеточный, позднее более тонкий, состоящий из одного ряда мелких клеток и к моменту появления семядолей делающийся почти нитевидным. В период формирования зародыша еще долго сохраняются обе синергиды или, по крайней мере, одна из них. Эндосперм развивается по целлюлярному типу, пожалуй, несколько менее широко распространенному среди представителей данной систематической группы, чем нуклеарный. Два первых деления ядра эндосперма сопровождаются заложением поперечных перегородок, каждому последующему делению ядер

[1] Ср. приведенную в работе Шюргофа (1926, стр. 699—701)) сводку эмбриологических процессов в группе *Heliantheae*.

непременно сопутствует стенкообразование. Все клетки уже готовой ткани исключительно одноядерны, т. к. ни увеличения количества ядер путем амитотического деления, ни слияния протопластов соседних клеток не происходит.

Вместе с тем эмбриологические процессы, происходящие при развитии женского гаметофита у исследованной тифлисской формы гвайюлы сопровождаются известными аномалиями, часто вполне аналогичными тем, какие наблюдаются при развитии мужского гаметофита. Хотя первые два деления ядра материнской клетки макроспор и приводят, как и при развитии пыльцы, к редукции числа хромозом, тем не менее довольно часто процесс этот протекает неправильно. Здесь необходимо отметить неодновременное расхождение хромозом к полюсам, удержание части их на нитях веретена в конце анафазы гетеротипического деления, выбрасывание отдельных хромозом за пределы веретена в ядерную полость и, наконец, некоторые неправильности в строении самого веретена. Следствием этих аномалий является образование хроматиновых экстрануклеарных телец и добавочных карликовых ядер, присутствующих на стадиях диады и тетрады, однако не принимающих участия в процессе деления и постепенно дегенерирующих по мере дальнейшего развития зародышевого мешка. К числу наиболее резких уклонений от нормального хода развития надо отнести необычайную продолжительность покоящейся стадии ядра эндосперма и отсутствие строгого соотношения во времени развития зародыша и эндосперма. Менее существенным отклонением следует признать довольно значительную продолжительность одноядерной стадии зародышевого мешка и большое разнообразие размеров как нуцеллярной части семяпочки с развивающейся материнской клеткой макроспор, так и вполне сформировавшихся зародышевых мешков. Наконец, обращает на себя внимание нередко попадающаяся при отсутствии картин оплодотворения яйцеклетки копуляция одного, а иногда, видимо, и двух спермиев со вторичным ядром зародышевого мешка. Косвенное указание на возможность диспермии дают и позднейшие стадии развития первичного ядра эндосперма.

Отмеченные здесь неправильности Шюргоф повидимому считает настолько характеризующими явление партеногенезиса, что высказывает предположение о возможности на основании одной лишь частой встречаемости их сделать заключение относительно партеногенетического развития вида даже при отсутствии непосредственно подтверждающих его данных, ссылаясь при этом на пример *Nimphaea odorata* [Кук (Cook, 1909)] [1].

Однако в отношении гвайюлы целый ряд соображений заставляет пока воздержаться от такого рода вывода. Наиболее существенным возражением является то обстоятельство, что при развитии как мужского, так и женского гаметофита все же происходит редукция хромозом, вследствие чего речь может итти только о генеративном партеногенезисе, а между тем, несмотря на некоторые достижения последнего времени, возможность гаплоидного партеногенезиса у покрытосемянных все еще остается мало доказанной и признание ее в каждом отдельном случае требует сугубо критического отношения. Нахождение остатков пыльцевой трубки и спермиев, не только проникающих в зародышевый мешок, но и копулирующих с ядром эндосперма, не может не возбудить сомнения в том, что отсутствие картин оплодотворения яйцеклетки является следствием ее партеногенетического развития и заставляет искать объяснение этого факта в самом качестве материала, не подготовленного специально для изучения

[1] В подлиннике (Schürhoff, 1926, стр. 332) стоит: „Möglicherweise kann mann daher für solche Fälle auf Apogamie schileßen, bei denen diese Unregelmäßigkeiten häufig beobachtet wurden, ohne dass auf Apogamie untersucht wurde". Надо заметить, что автор вообще употребляет термин „апогамия" в смысле Страсбургера для обозначения развития зародыша бесполым путем из любой клетки зародышевого мешка. Однако в данном случае речь идет именно об „реапогамии", т. е. партеногенезисе в понимании Винклера.

процесса оплодотворения. Трудно, в самом деле, допустить, чтобы спермии, имея свободный доступ в зародышевый мешок и проникая в него, сливались бы с ядром эндосперма, не оплодотворяя яйцеклетки, тем более, что в литературе такие случаи насчитываются единицами. Наконец, самый тип развития зародышевого мешка с двумя делениями, ведущими к образованию тетрады, является далеко не характерным для партеногенетически развивающихся видов. По крайней мере соответствующий ему при диплоидном партеногенезисе тип *Alchemilla*, судя по последней сводке Розенберга (1930, стр. 37), наблюдался лишь в трех случаях: у *Alchemilla*, *Epirrhizanthes cylindrica* и *Hauttuynia cordata*, из которых последний к тому же исследованиями Седерберг (Söderberg 1927) взят под большое сомнение и теперь нуждается в повторном цитологическом анализе. Среди *Compositae*, как уже отмечалось в начале статьи, тип *Alchemilla* наблюдался частично лишь у одной *Artemisia nitida*.

Ряд других признаков, правда, имеющих лишь относительное значение, до некоторой степени также может сигнализировать наличие амфимиксиса. Так, напр. у исследованной формы гвайюлы совершенно не наблюдается ослабления диференцировки элементов зародышевого мешка, рассматриваемого, обыкновенно, как выражение бесполой тенденции данной формы.[1] Еще одним из таких признаков может послужить и факт совершенно нормального слияния полярных ядер, тогда как у партеногенетически развивающихся видов в преобладающем большинстве случаев полярные ядра вовсе не обнаруживают стремления к слиянию. Нельзя, конечно, упускать из виду, что это явление, как и предыдущее, имеет лишь ограниченное значение, тем более, если принять во внимание легкую подверженность этого процесса воздействию различного рода внешних факторов, в частности, температурных условий. Сюда же можно отнести отсутствие у исследованной формы *Parthenium argentatum* столь характерных для партеногенетически размножающихся видов картин амитотического деления ядер в зародышевых мешках и, наконец, отсутствие частых спутников партеногенезиса — апоспории, полиэмбрионии и апогамии.

Все высказанные соображения заставляют сомневаться в партеногенетическом развитии тифлисской формы гвайюлы и искать объяснения отмеченных аномалий в гибридном происхождении материала. Тем не менее, поскольку данное исследование собрало ряд фактов, говорящих и за возможность партеногенезиса у *P. argentatum*, вопрос этот настоятельно требует целого ряда специально поставленных цито-эмбриологических и биологических наблюдений.

Прежде всего необходимо применить методику искусственного опыления и фиксации материала через определенные промежутки времени с целью получения массового количества спермиев от момента их проникновения в зародышевый мешок до процесса оплодотворения включительно. Только применение этой методики и даст возможность детально проследить и скорость внедрения пыльцевой трубки и от начала до конца всю судьбу спермиев в зародышевом мешке, что особенно важно, т. к. работа Иоргенсена (1928) над гетероплоидными *Solanum* показала, что не только факт нахождения спермиев в зародышевом мешке, но даже и проникновение их внутрь яйцеклетки еще не гарантируют осуществления оплодотворения. Так, при опылении *S. nigrum* пыльцою *S. luteum* спермии, уже находящиеся вблизи ядра яйцеклетки, подвергаются полной дегенерации, вследствие чего совершенно исключаетея участие мужского хроматина, и яйцеклетка развивается партеногенетически, подобно тому, как это происходит, напр., у морских

[1] Необходимо, однако, оговориться, что отсутствие четкой диференцировки элементов зародышевого мешка встречается и у амфимиктических видов, между тем, как значительная часть партеногенетически размножающихся форм отличается совершенно нормально построенным зародышевым мешком.

ежей. При скрещивании *S. sisymbrifolium* с *S. nigrum* пыльца последнего лишь с трудом прорастает сквозь кожицу рыльца *S. sisymbrifolium*, что и является причиной чрезвычайно низкого процента случаев оплодотворения и стимулом партеногенетического развития яйцеклетки.

Далее, не ограничиваясь качественной стороной процесса, надо будет произвести и количественный учет случаев оплодотворения с тем, чтобы иметь основание судить о непостоянстве этого явления, т. к. у *Parthenium argentatum*, подобно другим сложноцветным, может ведь обнаружиться лишь частичный партеногенезис. Из тех же соображений желателен и более углубленный цитологическнй анализ, тем более, что пример *Erigeron Karwinskianus* var *mucronatus* и некоторых других сложноцветных показал возможность развития даже в одной и той же корзинке как гаплоидных, так и диплоидных зародышевых мешков.

Нельзя, однако, все надежды на успешное разрешение вопроса возложить исключительно на цито-эмбриологический анализ, неизбежно также широкое привлечение экспериментальных данных и в первую очередь результатов массовой кастрации, причем не лишней могла бы оказаться попытка применения новой методики кастрации взамен ранее употреблявшегося способа выщипывания всех трубчатых цветов данной корзинки и заполнения подсыхающей, обнаженной центральной части ее шариками ваты и кусочками сердцевины айланта. Есть основание опасаться, что эти сложные манипуляции могут вызвать серьезные нарушения в нормальном течении биологических процессов и послужить причиной ошибочных выводов. Значительно менее болезненным, сложным и не требующим последующей изоляции корзинки должен быть метод своевременного удаления рылец всех краевых женских цветов.

Наконец, необходимо иметь в виду, что и цито-эмбриологическому анализу и экспериментальному исследованию должны быть подвергнуты с одной стороны различные формы *P. argentatum*, т. к. среди них может и не оказаться единства в развитии, с другой стороны — выращенные в различных географических условиях экземпляры одной и той же формы гвайюлы, т. к. вообще партеногенезис, а тем более гаплоидный, может быть явлением индуцированным [1].

Сентябрь 1931 г. Москва.

E. KOKIEVA

The Development of the Female Gametophyte in Parthenium argentatum G. („Guayule“)

The principal object of the present article, which is a direct continuation of my researches, published in 1929, on the development of pollen in *Parthenium argentatum* G., is to complete the picture of the embryology by data taken from the history of the female gametophyte's development in the same plant. It is also a first attempt to elucidate, by means of an embryological investigation, the question as to the possibility of an apomictical reproduction of the „Guayule“.

The material for investigation was grown in the Tiflis Botanical Gardens, from seeds received from Messina.

Researches have shown that the development process of the female gametophyte in *P. argentatum* G. does not present any essential deviations from the type of other *Helianthеae*.

---

[1] Розенберг (1930, стр. 32) целиком стоит на этой точке зрения, считая гаплоидный партеногенезис у высших растений в его современном освещении исключительно индуцированным.

Usually the macrospore mothercell undergoes a real reduction division giving 4 macrospores, the chalazal one developing into an embryosac of the normal octonuclear type. No amitotical nuclear division, characteristic for the species with a parthenogenetical reproduction, has been observed in the embryosac of *P. argentatum*. The combination of the polar nuclei proceeds in a perfectly normal manner. The elements of the embryosac are always sharply differentiated into an egg-cell, two synergids and 2—3 antipodes. In the latter the number of nuclei is not more than 4; both synergids and antipodes continue to exist for a long time. The endosperm develops according to the cellular type; traces were repeatedly perceived of pollinic tubes penetrating by normal porogamia, and also spermia at the moment of its uniting with the secondary nucleus of the embryosac. Cases were sometimes observed, of a dispermical fecundation of the endosperm nucleus. No aposporia, polyembryonia or apogamia were found in *P. argentatum*: Nevertheless, the development of the embryosac of „Guayule" is frequently accompanied by certain anomalies, frequently very like those observed in the course of development of the male gametophyte of the same plant. Irregularities of different kinds in the reductive division process, lead to the formation of extranuclear chromatine corpuscula and dwarfed nuclei, which exist at the driad and triad stages. One must likewise consider as a deviation the unusually prolonged quiescent stage of the endosperm nucleus, and there not being any strict correlation of the time of development in the embryo and in the endosperm.

As a result, the researches lead to the conclusion that there is no apomixis in the species of Guayule studied, and oblige one to seek the cause of the above mentioned anomalies in the hybrid origin of the investigated material. However, considering that the moment of fecundation itself of the egg-cell has not been observed, recourse must be had in further work, to a method of artificial pollinization, and to a fixation of the material at determined intervals of time, in order to secure a mass quantity of spermia. This will make it possible to find out whether a fecundation of the eggcell does really take place, and also in how far it is of constant occurence. At the same time experiments of mass castration on a large scale ought to be carried on.

Moscow. Laboratory of
the University Botanical Gardens.
September, 1931.

Литература

1. Afzelius K. Embryologische und zytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen. Acta Horti Bergiani, 8, Nr. 7. 1924.—2. De-Bary A. Ueber apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Bot. Zeit. Bd. 36. 1878.—3. Belling J. and Blakeslee A. The reduction division in haploid, diploid, triploid and tetraploid Daturas. Proc. Nat. Akad. Sci. Wash.. 9. 1923.—4. Blackman V. H. On the relation of Fertilization „Apogamy" and „Parthenogenesis". New Phytol. V. 3. 1904. — 5. Carano E. L. *Erigeron Karwinskianus* var *mucronatus* e apogamo. Rendic. Acc. Lincei, Ser. 5, 28. 1919. — 6. Carano. Studi cito-embryologico sul genere *Erigeron*. Rendic. Acc. Lincei, cl. sc. fis., mat. e nat., ser. 5, 29 1920. 7.—Carano. Nuove ricerche sulla embriologica della *Asteraceae*. Ann. di Bot. 1921. — 8. Carano. Osservazioni sul mecanismo di divisione della cellula madre del sacco embrionale nella piante apogame. Rendic. Acc. Lincei, Ser. 5 33. 1924—9. Chamberlain C. J. Contributions to the embryology of *Aster Novae-Angliae*. Bot. Gaz. 20. 1895.—10. Chiarugi A. Aposporia é apogamia in *Artemisia nitida*. Nuovo Giorn. bot. Jtal. N. S. 33, 1926.—11. Chiarugi. Fenomeni di aposporia e di apogamia in *Artemisia nitida* Bertol. N. Pr. Rend. R. Acc. Naz. Lincei. Cl. fis., mat. e nat., ser.6,3. 1926.—12. Chiarugi. Il gametofito femmineo delle *Angiospermae* nei suoi vari tipi di construzione e di sviluppa. Nuovo Giorn. bot. Ital. N. S., 34. 1927.—13. Chiarugi. Ricerche sulla embriologia delle *Asteracee*. Nuovo Giorn. bot. Ital. N. S., 34. 1927.—14. Clausen R. and Mann M. The occurence of haploid plants in interspecific progenies. Proc. Nat. Ac. Sci. Washington, 10. 1924.—15. Cook M. Notes an the embryologye of the *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 48. 1909.—16. Dahlgren R. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. f. Bot., 12. 1920.—17. Dahlgren. Studien über die Endospermentwickelung der Kompositen. Svensk. bot. Tidskr. Bd. 18. 1924.—18. Dodel A. Beiträge zur Kenntnis der Be-

fruchtungserscheinungen bei *Iris sibirica*. Festschr. f. Nägeli und Kölliker. Zürich. 1891.—19. Ernst A. Bastardiuerng als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena. 1918.—20. Ernst A. Apogamie oder daurende Parthenogenesis? Zeitschr. indukt. Abst.- und Vererbungsl., 26. 1921.—21. Ernst und Bernard. Embryologie von *Thismia javanica*. Ann. Jard. Buitenzorg, 2, Ser 8. 1910.—22. Ernst und Bernard Beiträge zur Embryologie von *Thismia clandestina* Miqu. und *Thismia versteegii* Sm. Ann. Jard. Buitenzorg. 2. Ser. 9. 1911.—23. Ernst and Bernard. Entwickelungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. Championii* Thw. Ann. Jard. Buitenzorg, 2 Ser., 10. 1912.—24. Ernst and Bernard. Entwickelungsgeschichte des Embryosackes, des Embryo und des Endosperms von *Burmannia coe testis* Dan. Ann. Jard. Buitenzorg Ser, 2, 11. 1912.—25. Farmer and Digby. Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., 21. 1907.—26. Gaines and Aase. A haploid Wheat Plant. Americ. Journ. Bot., 13. 1926.—27. Goldfluss M. Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les composées. Journ. de Bot., V. 12 et 13. 1888—99.—28. Greene E. Parthenogenesis in common plants. World, 1. 1898.—29. Guerin P. Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Thèse. Paris. 1904.—30. Guignard. Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les végétaux angiospermes. Compt. rend. Ac. Sc., V. 131. 1900.—31. Haberandtl G. Die Entwickelungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitzb. preuss. Ak. Wiss., 40. 1921.—32. Hartmann M. Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. Protistenkunde, 14. 1909.—33. Hegelmayer L. Ueber den Keimsack einiger Kompositen und dessen Umhüllung. Bot. Zeitung, 47. 1889.—34. Hollingshead L. A preliminary note an the occurence of haploids in *Crepis*. Amer. Naturalist., Vol. 62. 1928.—35. Holmgren. Die Entwickelung des Embryosackes bei *Anthemis tinctoria*. Svensk bot. Tidskr., 9. 1915.—36. Holmgren. Apogamie in der Gattung *Eupatorium* (Vorl. Mitt.). Svensk bot. Tidskr., 10. 1916.—37. Holmgren J. Cytologische Studien über die Fortpflanzung dei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Svenska Vet. Ak. Handl. 59. 1919.—38. Howe D. Development of embryosac in *Grindelia squarrosa*. Bot. Gaz. 81. 1926.—39. Jörgensen C. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. Genetics, Vol. 19. 1928.—40. Juel H. Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L). R. Br. Bot. Centralb., 74. 1898.—41. Juel. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung dei der Gattung *Antennaria*. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl., Bd. 33. 1900.—43. Juel. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Archiv f. Bot,, 2. 1904.—44. Juel. Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Svenska Vet.-Ak. Handl. 39, Nr. 4. 1904.—45. Kerner A. Parthenogenesis einer angiospermen Planze. Sitzb. Akad. Wiss. Wien. 74, Abt. 1. 1876.—46. Kirchner O. Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. D. Bot. G., 22. 1904.—47. Kirkwood. The life history of *Parthenium*. The amer. Rev. of trop. Agricult. 1. 1910.—48. Land W. Double fertilisation chez les Composées. Bot. Gazette. Bd. 30. 1900.—49. Langlet O. On the embryology of *Adenostyles*. Svensk. bot. Tidskr., Bd. 19. 1925.—50. Leavitt and Spalding. Parthenogenesis in *Antennaria*. Rhodora, 7. 1905. 51. Mackdonald C. A study of seed development in three species of *Erigeron* etc. Bull Torr. Bot. Club., 54 1927.—52. Meyer K. Untersuchungen über *Thismia clandestina*. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, N. S., Bd. 23. 1910.—53. Meyer K. Parthenogenesis bei *Thismia javanica* im Lichte der Haberlandtschen Anschauung, Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 43. 1925.—54. Merrell. A contribution to the life history of *Silphium*. The Bot. Gaz. v. XXVIII. 1900.—55. Murbeck. Parthenogenetische Embryobildung in der Gatung *Alchemilla*. Lunds Univ. Ars. Bd. 36. 1901.—56. Murbeck. Ueber Anomalien im Bau des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskrift., 38 Afd. 2. 1902.—57. Murbeck. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Bot. Not. 1904—58. Nawaschin S. Ueber die Befruchtsvorgänge bei einigen Dikotyledonen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 18. 1900.—59. Nawaschin S. Sur la fécondation chez les Composées et les Orchidées. Bull. Ac. Imp. Sc. St. Petersbourg, Ser. v. Bd. 13. 1900.—60. Nawaschin S. Ueber das selbstständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Oest. bot. Zeitschr., 1909.—61. Nemec B. Ueber die Befruchtung bei *Gagea*. Bull. int. Acad. Sci. de Boheme, 17. 1912.—62. Oppermann M. A contribution to the life history of *Aster*. Bot. Gaz. 37. 1904.—63. Osawa J. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Arch. f. Zellforsch., 10 1913.—64. Ostenfeld C. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. I. Ber. D. B. G., 22. 1904.—65. Ostenfeld. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwickelung bei der Gattung *Hieracium*. I. Ber. D. B. G., 22. 1904.—Ostenfeld C. Castration and hybrydisation experiments with some species of *Hieracia*. Bot. Tidsk. 27. 1906.—67. Ostenfeld. Further studies on the apogamy and hybrydisation of the *Hieracia*. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererb., 3. 1910.—68. Ostenfeld. Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium*. New. Phytol. V. 11. 1912.—69. Ostenfeld. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium*, subgenus *Archieracium*. Journ. Genetics, 11. 1921.—70. Ostenfeld u. Raunkiaer. Kastrierungsforsög med. *Hieracium* og andere *Cichoriaceae*. Bot. Tidskr. 25. 1903.—71. Pace L. Apogamy in *Atamasco*. Bot. Gaz. 56. 1913.—72. Palm B. De Embryologia generum *Asteris* et *Solidaginis*. Acta horti Bergiani, 5, Nr. 4. 1914.—73. Palm. Über die Embryosackentwickelung einiger Kompositen. Svensk bot. Tidskr., 8. 1914.—74. Palm. Studien über Konstruktionstypen und Entwickelungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm. 1915.—75. Raunkiaer C. Kimdannelse uden Befruktning hos Moefkebötte (*Taraxacum*). Bot. Tidskr. 25. 1903.—76. Renner. O. Zur Terminologie des Generationswechsels. Biol. Zentralbl., 36, 1916.—77. Rosenberg O. Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. B. D. B. G., 24. 1906.—78. Rosenberg. Cyto-

ogical studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr., 28. 1908.—79. Rosenberg. Über die Apogamie von *Chondrilla juncea*. Svensk. bot. Tidskr., 6. 1912.—80. Rosenberg. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk bot. Tidskr. 11. 1917.—81. Rosenberg. Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen. Hereditas. Bd. 8. 1927.—82. Rosenberg. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handb. d. Vererbgnswiss., Bd. 11, Berlin, Bornträger. 1930.—83. Schnarf K. Beobachtungen über die Endospermentwickelung von *Hieracium aurantiacum*. Sitzb. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl., Abt. 1. 1919.—84. Schnarf. Embryologie der Angiospermen. Handb. d. Pflanzenanatomie v. Linsbauer. Bd. X, 2. 1929.—85. Schürhoff P. Der Embryosack von *Tussilago farfara*. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. 37, Bd. 38. 1920.—86. Schürhoff. Synergidenhaustorien der *Calenduleae* und *Arctotideae* u. s. w. Ber. d. D. bot. Ges., Bd. XLIV. 1926.—87. Schürhoff. Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart. 1926.—88. Schwere S. Zur Entwickelungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale*. Flora, 82 1896.—89. Sears P. Amiotic parthenogenesis in *Taraxacum vulgare* (Lam.) and *T. laevigatum* (Willd.) D. C. Ohio. Journ. Sc. 27. 1917.—90. Sears. Variations in cytology and gross morphology of *Taraxacum*. 1. Cytology of *Taraxacum laevigatum*. Bot. Gaz., 73. 1922.—91. Söderberg E. Ueber die Chromosomenzahl von *Houttuynia cordata*. Sv. Bot. Tidskr. 21. 1927.—92. Stork H. Studies in the genus *Taraxacum*. Bull. Torr. bot. Club., 47. 1920.—93. Strasburger E. Neue Untersuchungen über den Befruchtungvorgang bei den Phanerogamen u. s. w. Jena. 1884.—94. Strasburger. Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jb. f. Wiss. Bot., Bd. 41. 1905.—95. Strasburger. Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97. 1907.—96. Strasburger. Sexueile und apogame Fortpflanzung bei den Urticaceen. Jb. f. Wiss. Bot., 47. 1910.—97. Tahara M. Parthenogenesis in *Erigeron annuus* Pers. Bot. Magaz. Tokyo. Bd. 29. 1915.—98. Tahara M. Cytologische Untersuchungen an einigen Kompositen. Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, 43, Art. 7. 1921.—99. Täckholm G. Zur Antipodenentwickelung der Kompositengattungen *Cosmidium* und *Cosmos*. Sv. bot. Tidskr. 10. 1916. 100. Täckholm. On the cytologie of the genus *Rosa*. A preliminary note. Sv. bot. Tidskr. Bd. 14. 1920.—101. Täckholm. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, Bd. 7. 1922.—102. Tournois. Études sur la sexualité du houblon. Ann. Sc. nat. Bot. V. 19. 1914.—103. Treub M. L'apogamie de *l'Elatostema acuminatum* Brongn. Ann. du Journ. bot. de Buittenzorg, Ser. 2, V. 5. 1905.—104. Treub. L'apogamie *d'Elatostema acuminatum*. Ann. Jard. bot. Buitenzorg, 2, Ser. 5. 1906.—105. Winkler H. Die Parthenogenesis bei *Wirkstroemia indica* L. C. A. Mey. B. D. B. G. 22. 1904.—106. Winkler. Botanische Untersuchungen aus Buittenzorg II Über Parthenogenesis bei *Wirkstroemia indica*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 2, Ser. 5. 1906.—107. Winkler. Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich, Progr. r. Bot. 2. 1908.—108. Winkler. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen -und Tierreiche. Jena. 1920. 109. Бреславец Л. Введение в цитологию. Москва. 1930.—110. Калашников В. К биологии цветения *Parthenium argentatum* G. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. XXIV, № 3. 1930.—111. Николаев В. К морфологии и систематике каучуконосного растения гуаюлы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 22, в. 4. 1929.—112. Шкорбатов Л. Партеногенетическое и апогамическое развитие у цветковых растений и т. д. Тр. Харьковск. унив., 45. 1912.

Объяснения к рисункам

Таблица I. Рис. 1—8. Материнская клетка макроспор *Parthenium argentatum* G: 1. Покоящаяся стадия, ув. 1000; 2. Стадия лептонемы. ув. 1000; 3. Стадия синапсиса. ув. 1000; 4. Стадия пахинемы. ув · 1000; 5. Ядро материнской клетки макроспор в стадии формирования диад, ув. 1500; 6. Ядро материнской клетки макроспор в конце анафазы гетеротипического деления; наблюдается отставание хромозом и расщепление веретена; ув. 1500; 7. Стадия диады; в халазальном конце клетки добавочное карликовое ядро, ув. 1000; 8. Стадия метафазы гомеотипического деления; несколько хромозом выброшено за пределы веретена; ув. 1000. Рис. 9 a, b *P. argentatum* G. Стадия тетрады. В центральных макроспорах видны экстрануклеарные хроматиновые тельца и микронуклеус, ув. 1000.

Таблица II. *Parthenium argentatum* G. Рис. 10 a, b, c. Последовательные стадии развития халазальной макроспоры и дегенерации трех потенциальных мегаспор и нуцеллярного эпидермиса, ув. 1000. Рис. 11. Стадия телофазы первого деления ядра зародышевого мешка; в антиподальном конце сохранились остатки нуцеллярной ткани, ув. 500. Рис. 12. Двуядерная стадия зародышевого мешка; в антиподальном конце еще заметны остатки нуцеллярного эпидермиса, ув. 500. Рис. 13. Четырехядерная стадия зародышевого мешка; в микропилярном конце видны остатки отмерших макроспор. ув. 500. Рис. 14. Восьмиядерная стадия зародышевого мешка. Клетки антиподального конца уже одеты оболочками, тогда как протопласты микропилярного комплекса еще остаются голыми; ув. 500. Рис. 15. Зрелый зародышевый мешок; яйцеклетка, две грушевидных синергиды, соприкасающиеся полярные ядра и две антиподы; ув. 500.

Таблица III. Зародышевый мешок *Parthenium argentatum* G. Рис. 16. Яйцевой аппарат, сливающиеся полярные ядра и три двуядерных антиподы; ув. 500. Рис. 17. Момент проникновения спермиев; справа пыльцевая трубка с двумя голыми, удлиненными спермиями; синергиды смещены и деформированы; в антиподальной области сохранились остатки нуцеллярного эпидермиса; ув. 500. Рис. 18. Момент оплодотворения вторичного ядра зародыше-

вого мешка. Образовался двуклеточный зародыш; ув. 500. Рис. 19. Развитие эндосперма; сформировалось две клетки эндосперма с крупными, богатыми хроматином ядрами; яйцеклетка еще не делилась; обе синергиды и антиподы в прекрасной сохранности; наблюдается дегенерация прилегающего к антиподам комплекса тканей, обеднение протоплазмой более отдаленных клеток халазальной области и перемещение их ядер в направлении абсорбирующего аппарата; ув. 500.

Таблица IV. Развитие эндосперма у *Parthenium argentatum* G. Рис. 20. Образовалось две клетки эндосперма; антиподы хорошо сохранились, тогда как содержимое прилегающих к ним клеток тапетума абсорбировано; видна часть зародыша и остаток синергиды; ув. 500. Рис. 21. Сформировалось четыре клетки эндосперма; антиподальный комплекс еще в хорошей сохранности; прилегающие к нему клетки тапетума полностью дегенерировали, остальные клетки тапетума в стадии интенсивного деления; зародыш сильно перекрашен; ув. 500. Рис. 22. При наличии хорошо развитого зародыша вторичное ядро зародышевого мешка все еще сохраняет стадию покоя; нижняя антипода начинает дегенерировать; видны остатки одной из синергид; ув. 330. Рис. 23. Неразделившееся ядро эндосперма при наличии уже многоклеточного зародыша. Синергиды и антиподы охвачены дегенерацией; ув. 330. Рис. 24. Часть эндосперма с многоклеточным висящим на длинном и тонком подвеске зародышем; ув. 220.

Таблица V. Рис. 25—27. Часть зародышевого мешка *Parthenium argentatum* G. 25. Вторичное ядро зародышевого мешка с тремя нуклеолярными вакуолями; две вакуоли присутствуют также в верхнем и нижнем концах оосферы; ув. 1000. 26. Первые стадии развития зародыша; подвесок состоит лишь из одной клетки; оплодотворенное двумя спермиями ядро эндосперма; ув. 500. 27 a, b. Ранняя дегенерация синергид до начала развития зародыша; момент оплодотворения вторичного ядра зародышевого мешка (a.); ув. 500. Рис. 28. Процесс слияния полярных ядер и развития ядра эндосперма у *Parthenium argentatum* G., ув. 1000: a. Соприкоснувшиеся полярные ядра приблизились к основанию яйцеклетки. b. Слияние полярных ядер. c. Вторичное ядро зародышевого мешка с двумя ядрышками. d. Слияние ядрышек. e. Вполне сформировавшееся вторичное ядро зародышевого мешка; f. Момент оплодотворения вторичного ядра зародышевого мешка. g. Процесс дисперматического оплодотворения вторичного ядра зародышевого мешка. h. Оплодотворенное двумя спермиями вторичное ядро зародышевого мешка; в ядре видны капли масла. i. Оплодотворенное двумя спермиями вторичное ядро зародышевого мешка и готовящаяся к первому делению яйцеклетка. j, k. Размножение ядрышек перед началом деления ядра эндосперма. Рис. 29 a—e. Двух- и трехклеточные антиподальные комплексы у *P. argentatum* G., ув. 500.

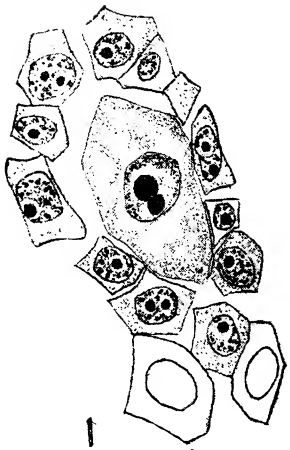
Explanation of figures

Table I. Fig. 1—8. Mothercell of macrospores in *Parthenium argentatum* G: 1 Quiescent stage. × 1000. 2. Leptonema stage. × 1000. 3. Synapsis stage. × 1000. 4. Pachinema stage × 1000. 5. Nucleus of the macrospore mothercell in the diad formation stage. × 1500. 6. Nucleus of the macrospore mothercell at the close of the anaphasis in the heterotypical division. The loosening of the chromosomes and the segregation of the spindle can be observed. × 1500. 7. Diad stage; in the chalazal end of the cell an additional dwarfed nucleus. × 1000. 8. Metaphase stage of the homeotypical division, several chromosomes are expelled beyond the limits of the spindle. × 1000. Fig. 9. a, b. *P. argentatum* G. Tetrad stage. Extranuclear chromatin corpuscula and a micronucleus are seen in the central macrospores. × 1000.

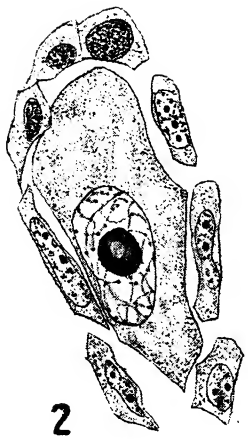
Table II. *Parthenium argentatum* G. Fig. 10. a, b. c. Successive stages of development of he chalazal macrospore and the degenerescence ot three potential megaspores and of the nucellular epidermis. × 1000. Fig. 11. Telophases stage of the first division of the embryosac nucleus the remains of nucellular tissue subsisting at the antipodal end. × 500. Fig. 12. Binuclears stage of the embryosac; the remains of the nucellar epidermis are still noticeable at the antipodal end. × 500. Fig. 13. Tetranuclear stage of the embryosac; the remains of the decayed macrospores are seen of the micropylar end. × 500. Fig. 14. Octonuclear stage of the embryosac. The cells of the antipodal extremiiy are already covered by membranes, whilst the protoplasts of the micropylar complex still remain uncovered. × 500. Fig. 15. Ripe embryosac; eggcell, two pearshaped synergids, polar nuclei touching one another and two antipodes. × 500.

Table. III. Embryo sac of *Parthenium argentatum* G. Fig. 16. Ovular apparatus; polar nuclei combining and three binuclear antipodes. ×500. Fig. 17. Moment of penetration of the spermia; to the right the pollinic tube with two elongated bare spermia; the synergids are displaced and deformed; in the antipodal region remains of the nucellular epidermis still persist. × 500. Fig. 18. Moment of fecundation of the secondary nucleus of the embryosac. A bicellular embryo is formed. × 500. Fig. 19. Development of the endosperm the formation of two endosperm cells with large nuclei, rich in chromatin, has taken place; the eggcell has not yet divided, both the synergids and the antipodes are beautifully preserved; a degenerescence is observed of the tissue complex adhering to the antipodes; also a diminution of protoplasm in the furthest cells of the chalazal region, and a displacement of their nuclei in the direction of the absorbing apparatus. × 500.

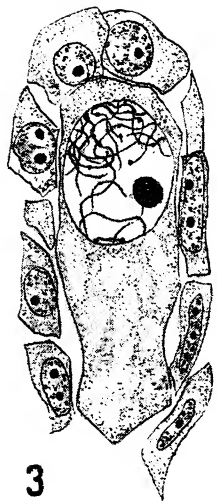
Table IV. Development of the endosperm in *Parthenium argentatum* G. Two endosperm cells are formed; the antipodes are well preserved, whilst the contents of the contiguous tapetum cells have been absorbed; a part of the embryo and the remains of the synergids are seen. × 500. Fig. 21. Four endosperm cells are formed; the antipodal complex is as yet in a good state of



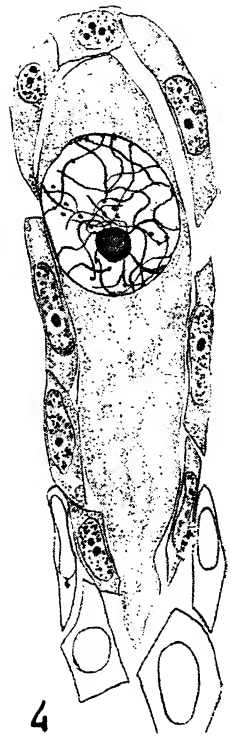
1



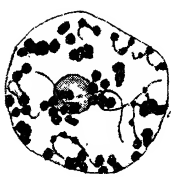
2



3



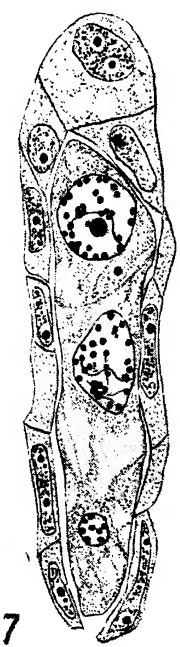
4



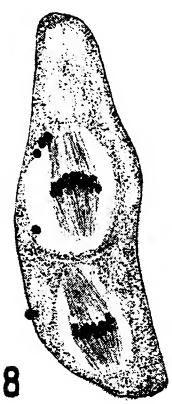
5



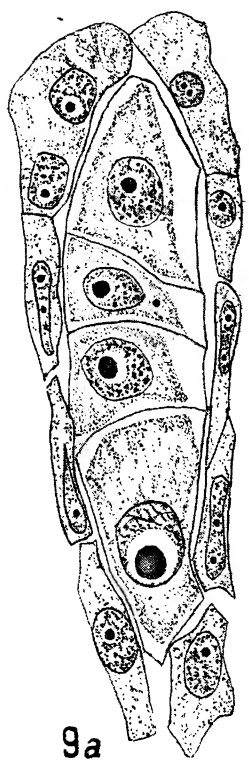
6



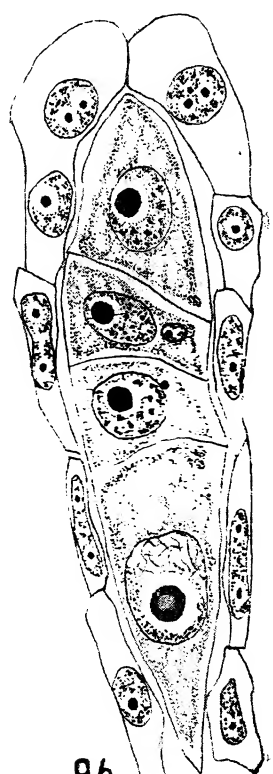
7



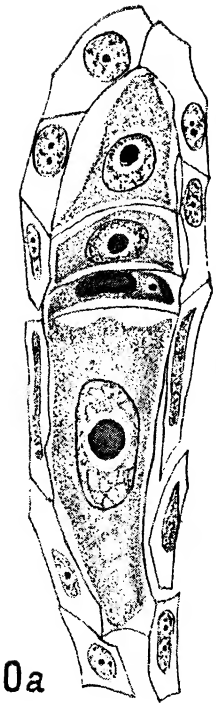
8



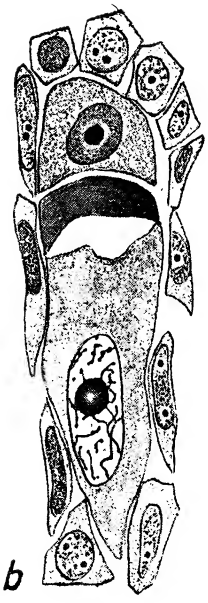
9a



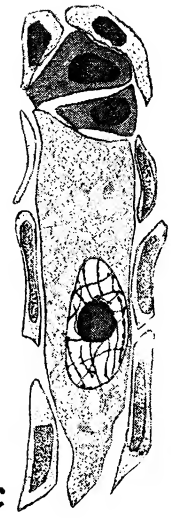
9b



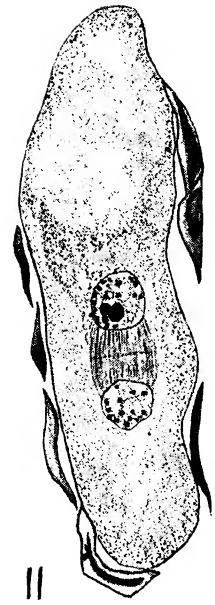
10a



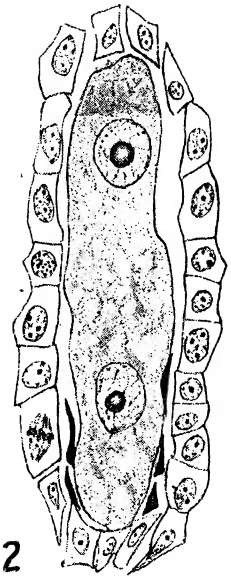
10b



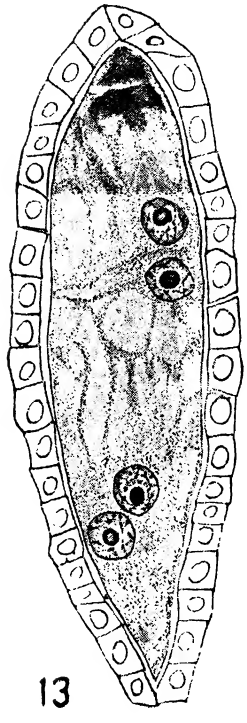
10c



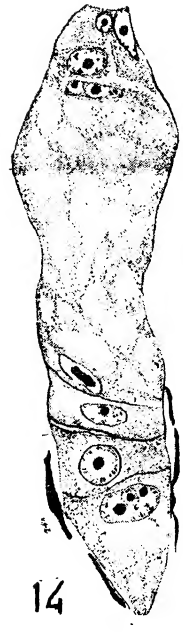
11



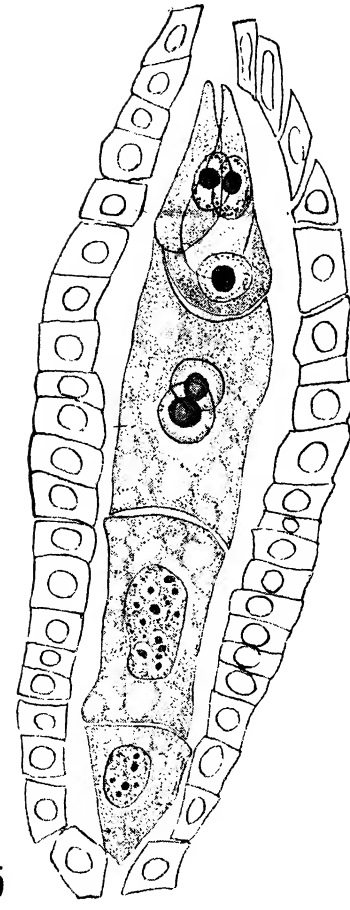
12



13



14



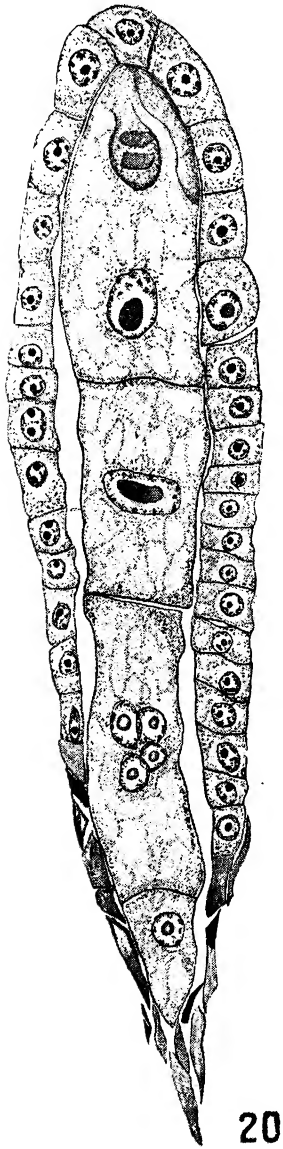
15

16

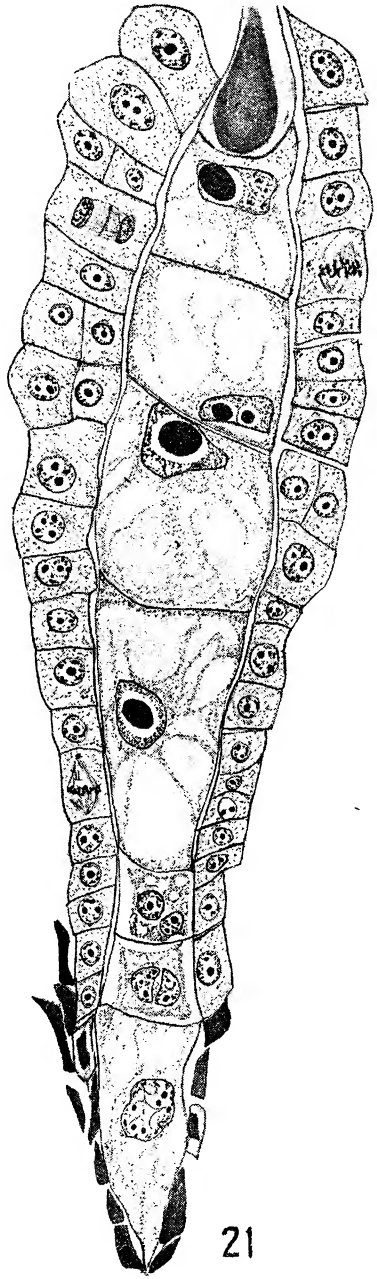
17

18

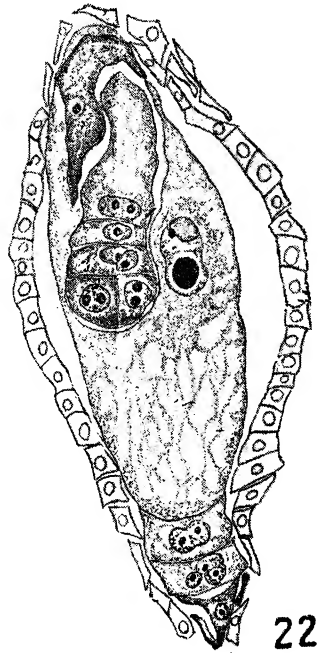
19



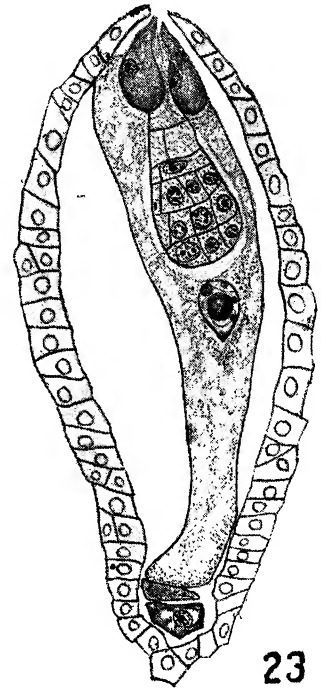
20



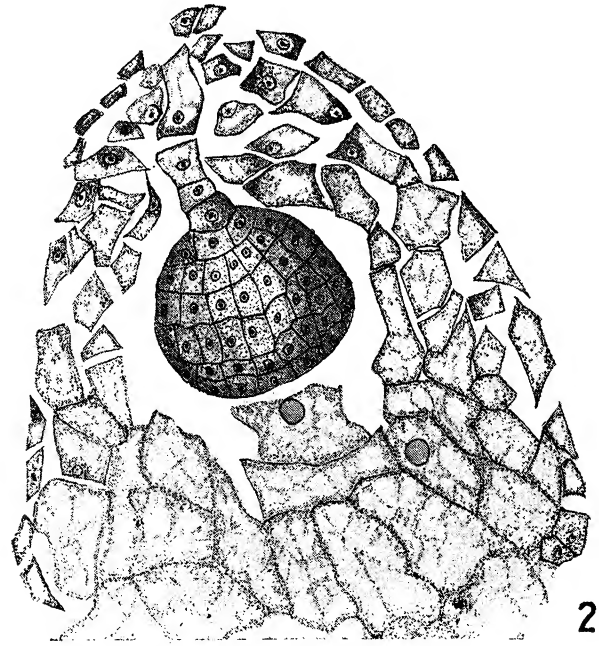
21



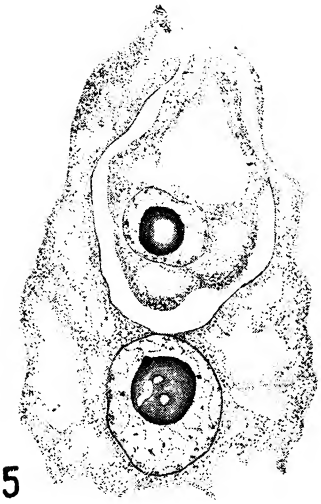
22



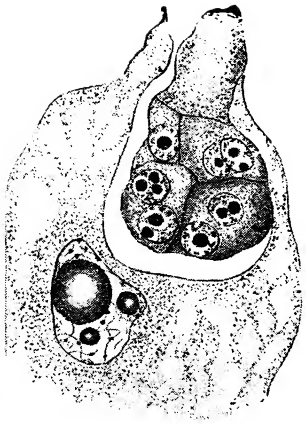
23



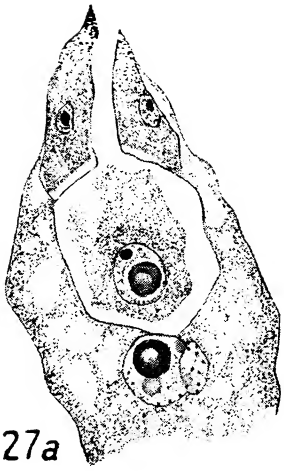
24



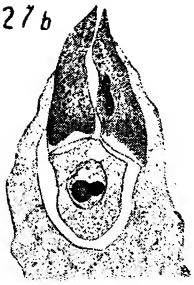
25



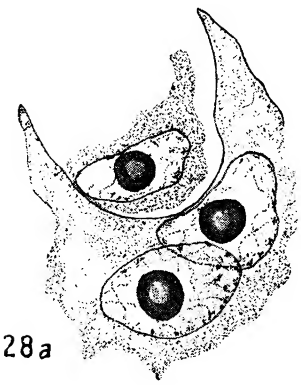
26



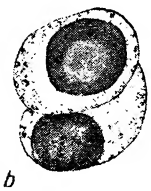
27a



27b



28a



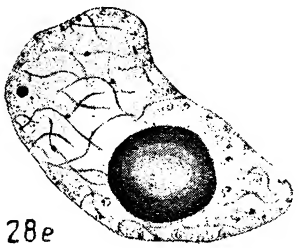
28b



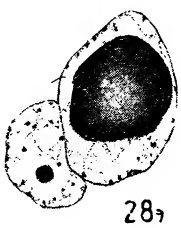
28c



28d



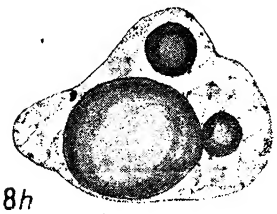
28e



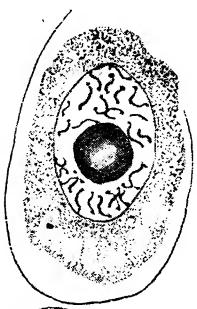
28f

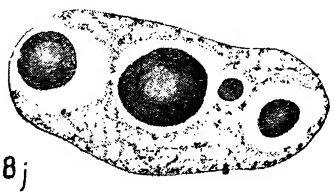


28g

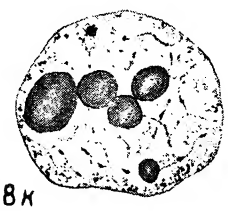


28h

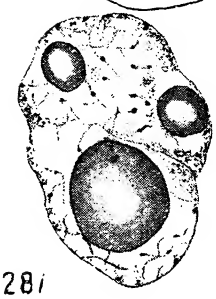




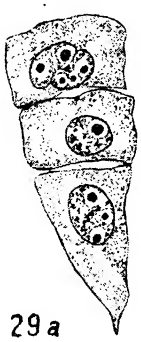
28j



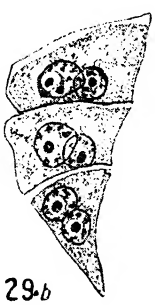
28k



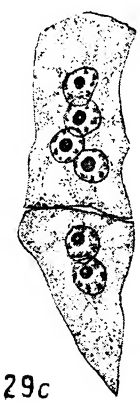
28l



29a



29b



29c



29d



29e

preservation; the tapetum cells contiguons to it, in a stage of intense division; the embryo too strongly coloured. × 500. Fig. 22. In the presence of a well developed embryo, the secondary nucleus of the embryo sac nevertheless still retains its quiescent state; the lower antipode begins to degenerate; the remains of one of the synergids are seen. × 330. Fig. 23. An undivided endosperm nucleus, with an already multicellular embryo. Synergids and antpodes undergoing degenerescence. × 330. Fig. 24. A fraction of endosperm with a multicellular embryo, hanging on a fine long support. × 220.

Table V. Fig. 25—27. A part of the embryosac of *Parthenium argentatum* G. Fig. 25. Secondary nucleus of the embryosac with three nucleolar vacuoles; two vacuoles exist also in the upper and in the lower extremity of the oosphere. × 220. Fig. 26. First stages of the development of the embryo; the support consists of only one cell; nucleus of endosperm, fecundated by two spermia. × 500. Fig. 27. a, b. Early degenerescence of the synergids before the beginning of the development of the embryo; moment of fecundation of the secondary nucleus of the embryosac. (a). × 500. Fig. 28. Process of combination of the polar nuclei and the development of the endosperm nucleus in *Parthenium argentatum* G. × 1000:

a. The polar nuclei having touched one another have come near the base of the eggcell. b. Combination of the polar nuclei. c. Secondary nucleus of the embryosac with two nucleoli. d. Combination of the nucleoli. e. Completely formed secondary nucleus of the embryosac. f. Moment of fecundation of the secondary nucleus of the embryosac. g. Process of dispermatical fecundation of the secondary nucleus of the embryosac. h. Secondary nucleus of the embryosac fecundated by two spermia; oil drops are seen in the nucleus. i. The secondary fecundated nucleus of the embryosac and the eggcell preparing for the first division. j. k. Multiplication of the nucleoli before the beginning of the division of the endosperm nucleus. Fig. 29. a—e Two and threecellular antipodal complexes in *Parthenium argentatum* G. × 500.

М. С. ЯКОВЛЕВ

О раскрывании бобов рода Trifolium L.

С 18 рисунками и 2 таблицами

(Получено 20/XI 1931)

Вопрос о раскрывании бобов в пределах рода *Trifolium* L. был затронут в связи с общей проблемой, касающейся установления зависимости различных способов раскрывания их с числом семян, степенью развития перикарпия и чашечки. Вполне понятно, что для понимания механизма раскрывания бобов необходимо знать структуру самого перикарпия. В анатомических работах, начиная с Крауза (Kraus, 1867), Циммермана (Zimmerman, 1881), и кончая наиболее интересными данными Дю Саблон (L. du Sablon, 1884) и Мёллера (Moeller, 1926), вопрос о структуре бобов у *Trifolium* совершенно не затронут.

Для ознакомления с интересующим нас вопросом из различных секций обширного рода *Trifolium* L. нами было просмотрено значительное число видов. Материал для исследования был взят с гербарных экземпляров Главного ботанического сада и незначительная часть с коллекционного питомника Ин-та растениеводства в Детском Селе.

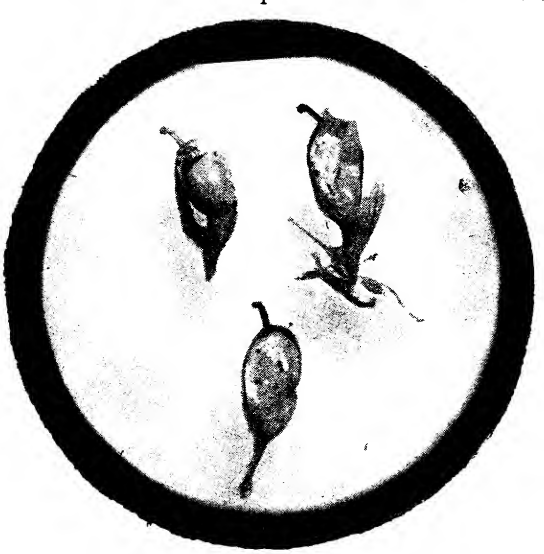


Рис. 1. Trifolium filiforme L. при освобождении семян видны разрывы боковых стенок боба.

В отношении раскрывания бобов род *Trifolium* L. оказался весьма интересным. Из числа просмотренных нами видов, взятых из различных секций, мы видим совершенно различные способы освобождения семян.

Больше того, в пределах одной и той же секции, напр. *Chronosemium* или *Eulagopus*, встречаются совершенно противоположные способы раскрывания бобов.

Остановимся более подробно на рассмотрении некоторых видов, расположив их по системе, изложенной у Ашерсон и Гребнер (Ascherson u. Groebner).

I Subgen. Trifoliastrum

1. Sec. Chronosemium

T. filiforme L.
T. procumbens L.
T. agrarium L.

Плоды одно-двусемянные, плотно сидящие на плодоножке. Освобождение семян происходит не путем раскрывания, а помощью разрыва одного, а иногда и другого тонкого перепончатого бока бобика (рис. 1; табл. 1, фиг. 24—31). У первых двух—*T. filiforme*

и *T. procumbens* — можно встретить самую разнообразную форму разрывов, а у последнего — *T. agrarium* L., где боб преимущественно двухсемянный, наблюдается поперечный разрыв на границе семян (таблица 1, фиг. 24). Раскрывание по брюшному шву происходит, но в незначительной степени—вернее имеется лишь намек на раскрывание в виде маленькой щели в нижней части боба (табл. 1, фиг. 25. 28. 31). Насколько тонки стенки бобов, можно судить по тому, что у вполне зрелых плодов их разрыв происходит даже при самом осторожном освобождении от венчика.

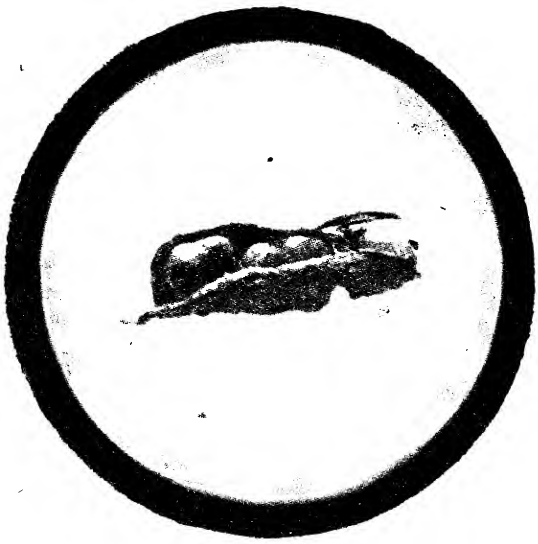


Рис. 2. Trifolium repens L. Раскрытый боб. Стенки бобов легко повреждаются.

Tr. spadiceum L. Плод строго односемянный, сидящий на короткой плодоножке.

В отличие от предыдущих он тонкокожистый и раскрывается по брюшному шву (табл. 1, фиг. 23).

2. Sec. Euamoria

Tr. hybridum L. *Tr. elegans Savi* *Tr. repens* L. Плоды 1 — 4-семянные, сидящие в чашечке на короткой, легко отламывающейся плодоножке. Раскрывание бобов происходит по всей длине брюшного шва (табл. 1, фиг. 29—21), но в силу мало-утолщенной тонко-кожистой оболочки боба, может происходить выпадение семян и через разрыв последней (рис. 2; табл.1, фиг. 18).

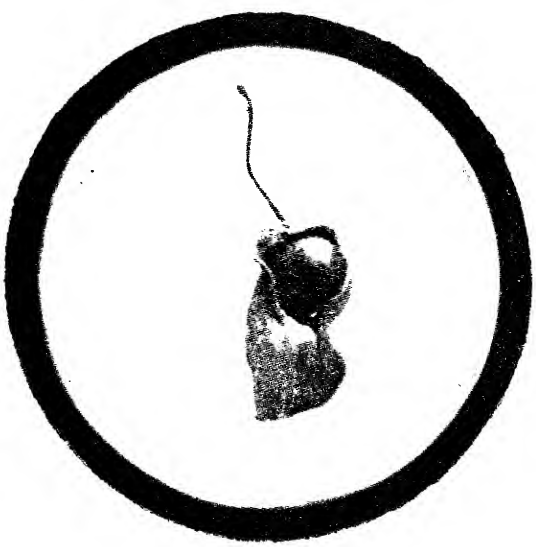


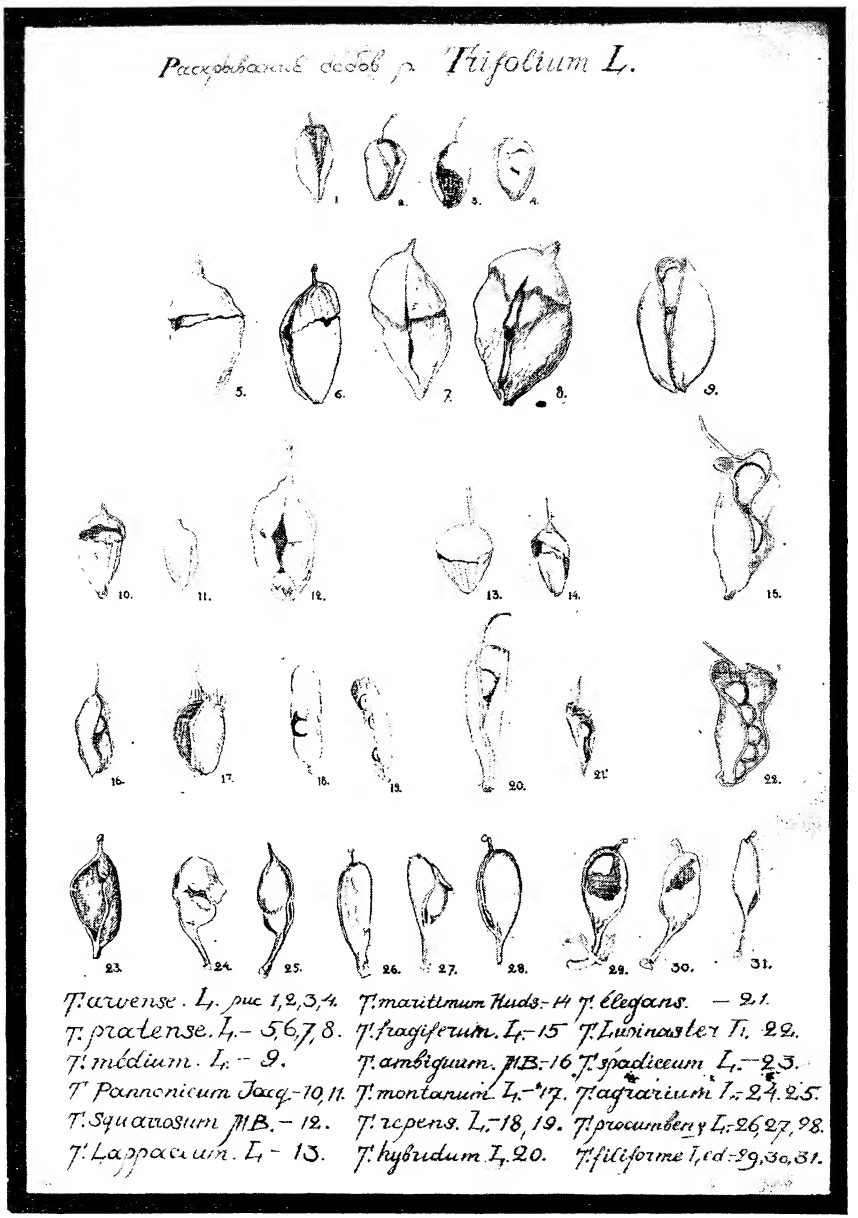
Рис. 3. Trifolium fragiferum L. Раскрытый боб.

Tr. ambiguum M. B. *Tr. montanum* L. Плоды 1 — 2-семянные с тонко-кожистыми боковыми стенками. Раскрываются по брюшному шву. У *Tr. montanum* L. по Шмальгаузену бобы 2-семянные, мною встречались почти исключительно односемянные.

3. Sec. Galearia

Tr. fragiferum L. Плоды 1 — 3-семянные (большею частью 2—3), с разросшейся вздутой пузыревидной чашечкой. Хорошо раскрываются по брюшному шву. Раскрывание по 2-м швам, как указывает Ашерсон и Гребнер, нами не наблюдалось (рис. 3; табл. 1, фиг. 15).

При попытке разорвать по спинному шву разрываются створки боба.



Раскрывание бобов некоторых видов рода Trifolium L.

4. Sec. Lupinaster

Tr. Lupinaster L. Плод 3—6 семянный, кожистый и наиболее хорошо раскрывается по брюшному шву (рис. 4; табл. 1, фиг. 22).

II. Subgen. Lagopus

I. Sec. Eulagopus

A. Ser. Prosbatostoma

Tr. arvense L. Плод односемянный, сидящий в мохнато-волосистой чашечке. Раскрывается наиболее полно в верхней части шва (рис. 5; табл. 1, фиг. 1 и 2), но недостаточно для освобождения семян, каковое может происходить лишь путем разрыва стенок боба в поперечном направлении (табл. 1, фиг. 1 и 2) так как оболочка его очень тонка и легко разрывается повидимому даже без внешних воздействий,

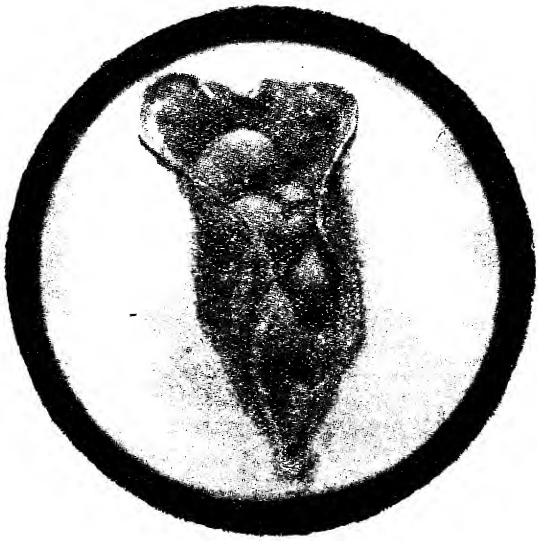


Рис. 4. Trifolium Lupinaster L. Раскрытый боб. Семена легко могут выпадать в образовавшуюся щель.

Tr. pratense L. Плод 1—2-семянный, плотно сидящий в чашечке, по форме мешечковидный. В верхней части с утолщенной, твердой крышечкой, приподнимающейся над остальной частью боба. Нижняя часть имеет вид мешочка с матовой морщинистой довольно тонкой оболочкой—тонкой настолько, что через нее просвечивают семена. Освобождение семян происходит после отделения крышечки от мешочка, путем неправильного разрыва на границе между ними (рис. 6). Раскрывание по шву также происходит, но не имеет никакого значения в деле освобождения семян, так как роль последнего (шва) заменена вышеуказанным поперечным разрывом, а иногда и разрушением отдельных частей мешочка.

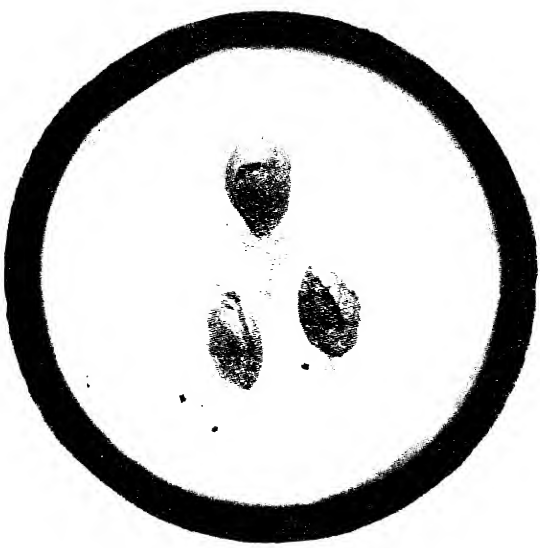


Рис. 5. Trifolium arvense L. Едва заметное раскрывание в верхней части брюшного шва. В стенках бобов видны разрывы.

У двусемянных бобов раскрывание по шву достигает больших размеров по сравнению с односемянными. В одних и тех же условиях высыхания, в первом случае щель идет от основания боба и дальше по всей длине шва (рис. 5—8), чего нет у односемянных (рис. 7).

Tr. lappaceum L. Плод односемянный, также как у *Tr. pratense* L. с крышечкой. Раскрывается путем разрыва на границе крышечки (табл. 1. фиг. 13).

B. Ser. Intermedia

Tr. medium L. Плод б. ч. односемянный, реже 2-семянный[1], сидящий в чашечке. Раскрывается по брюшному шву (рис. 7; табл. 1, фиг. 9.). Стенки боба кожистые, шероховатые, равномерно утолщены по всей поверхности.

C. Ser. Stenostoma

Tr. pannonicum Jacq. Плод односемянный, также как и у *Tr. pratense* L. имеет наверху крышечку, которая отрывается от мешочка при освобождении семян (табл. 1, фиг. 10,11). В отличие от *Tr. pratense* L. образование щели по шву не происходит, здесь, следовательно нет и намека на типичное для *Leguminosae* раскрывание. Освобождение семян происходит путем отрыва крышечки от мешочка (рис. 8).

Приведенное описание не охватывает всего разнообразия в способах раскрывания бобов. Взяты лишь наиболее характерные представители данного рода.

Отступая от естественной классификации, изложенной у Ашерсона и Гребнера, а также в монографии Джибелли и Белли (Gibelli et Belli), все исследованные виды по степени раскрывания можно расположить в нижеследующую таблицу (см. табл. стр. 105).

Таким образом по степени раскрывания бобов все рассмотренные виды можно разбить на три основных, хорошо различимых группы, а именно:

1-я группа с хорошо раскрывающимися бобами,
2-я „ с плохо раскрывающимися бобами,
3-я „ с совсем нераскрывающимися бобами.

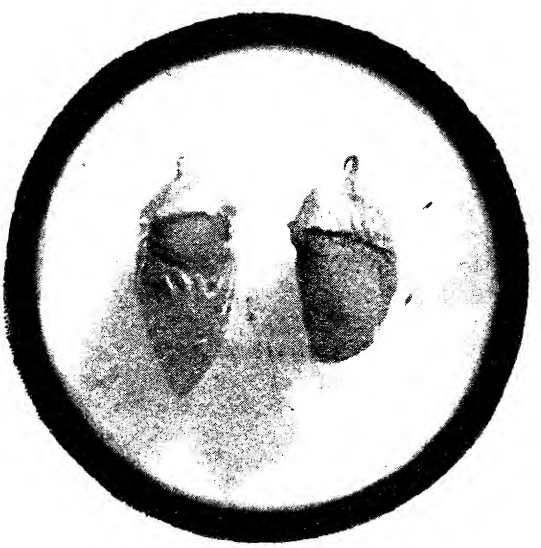


Рис. 6. Trifolium pratense L. Освобождение семян из боба происходит путем разрыва по границе крышечки с нижней частью боба.

Первая группа хорошо раскрывающихся бобов насчитывает небольшое число видов и целиком относится к подроду *Trifoliastrum*. Из них, напр. *Tr. Lupinaster* L. (рис. 4) и *Tr. fragiferum* L. (рис. 3) имеют бобы, где семена легко освобождаются через образовавшуюся щель в области брюшного шва, и лишь остающийся венчик у первого (*Lupinaster* L.) и разросшаяся пузыревидная чашечка у второго (*fragiferum* L.) препятствуют свободному выпадению семян. У других же, как *Tr. angulatum*, *Tr. roscidium* Geen и др., семена только в верхней части боба легко выпадают без повреждения околоплодника. Данные виды являются как бы переходными к следующей группе, т. е. ко 2-й, где мы имеем бобы, плохо раскрывающиеся по брюшному шву. Это далеко не однородная группа, в которой встречаются виды разных подродов, напр. *Tr. medium* L., *Tr. arvense* L., из подрода *Lagopus*, а остальные виды из различных секций подрода *Trifoliastrum*, освобождают семена после разрушения околоплодника и окружающих его частей. Разрушение околоплодника происходит или под влиянием механических воздействий, напр. у культурного *Tr. pratense* при обмолачивании, или в природных условиях под влиянием метеорологических факторов,

[1] По Ашерсон и Гребнеру,—„в виде исключения" для всей подсекции.

Таблица по раскрыванию бобов у рода Trifolium L.

I группа, где бобы хорошо раскрываются по брюшному шву:

Виды р. *Trifolium* L.	Число семян	Развитие и особенности околоплодника	Развитие и особенности чашечки	Примечание:
1. *Tr. Lupinaster* L. . .	3 — 6	кожистый	слабо развитая; перепончатая	
2. „ *roscidum* Gren. .	2	тонко-кожистый, сетчатый, с раздвоенным брюшным швом у основания	„	
3. „ *angulatum* Wald.	4	перепончатый	„	
4. „ *parviflorum* Ehr.	2 — 3	перепончатый	„	
5. „ *fragiferum* L. . .	2 — 3	кожистый	заключ. в разросшуюся пузыревидную сетчатую чашечку	
6. „ *resupinatum* L. .	1	тонко-кожистый		
7. „ *tomentosum* L. .	1	тонко-кожистый		

II группа, где бобы плохо раскрываются по брюшному шву:

Подгруппа А, где ширина щели в области брюшного шва превышает половину толщины семени

Виды р. *Trifolium* L.	Число семян	Развитие и особенности околоплодника	Развитие и особенности чашечки	Примечание:
8. *Tr. Watsoni* Loj. . .	2	тонко-кожистый с сетью механических пучков	слабо развитая; перепончатая	
9. „ *variegatum* Nutt.	2	перепончатый с небольшим количеством механических пучков	„	
10. „ *gracilentum* T. .	2—3	тонко-кожистый с косо идущими волокнами	„	
11. „ *repens* L.	2—4	тонко-кожистый	„	
12. „ *hybridum* L. . .	2—3	„ „	„	
13. „ *Thalii* Vill. . . .	2—3	„ „	„	
14. „ *spadiceum* L. . .	1	„ „	„	
15. „ *medium* L. . . .	1—2	„ „	хорошо развита, в зеве чашечки кольцо волосков	

Подгруппа В, где ширина щели менее половины толщины семени:

16. *Tr. ambiguum* MB .	1—2	тонко-кожистый	слабо-развитая; тонко-кожистая	
17. „ *montanum* L. . .	1	„ „	„	
18. „ *carolinianum* M.	2	„ „	„	
19. „ *vesiculosum* Sav.	2	„ „	заключен в сетчатую разросшуюся чашечку	
20. „ *leiocalycinum* . .	2	„ „		
21. „ *hirsutum* Th. . .	2	„ „	слабо-развита тонко-кожистая	
22. „ *glomeratum* L. .	2	„ „	кожистая	
23. „ *multistriatum* Koch.	1	„ „	„	
24. *Tr. pauciflorum* Nutt.	2—3	тонко-кожистый с механическими пучками	слабо-развита перепончатая	
25. „ *physodes* Stev. .	1	тонко-кожистый с несколькими механическими пучками в верху боба	с слабо-развитой сетчатой чашечкой	

Виды р. *Trifolium* L.	Число семян	Развитие и особенности околоплодника	Развитие и особенности чашечки	Примечание:
26. *Tr. fucatum* Lind. .	5	перепончатый с сетью механических пучков	слабо-развита, перепончатая	
27. „ *amabile* H.B.K. .	2	тонко-кожистый с незначительным числом механических пучков	„	
28. „ *uniflorum* L. . . .	3	тонко-кожистый стекловидный с кожистым сильно развитым брюшным швом	хорошо-развита, кожистая	
29. „ *Sebastiani* Savi .	1	кожистый	слабо-развита, перепончатая	
30. „ *badium* L. . . .	1	тонко-кожистый	„	
31. „ *pseudobadium* .	1		„	
32. „ *Schimperi* . . .	6—8	„ „	„	
33. „ *flavulum* Green	3—4	тонко-кожистый с механическими пучками	„	Бобы, имевшиеся в нашем распоряжении, были не совсем зрелые
34. „ *perpusillum* Sim.	2	кожистый	„	
35. „ *nigrescens* Viv. .	3—4	перепончатый перешнурованный	„	
36. „ *isthmocarpum* Br.	2		„	
37. „ *Mutelii* Gren. .	4—5	„ „	„	
38. „ *virescens* Gren	2—4	перепончатый с механическими пучками	„	
39. „ *filiforme* L. . . .	1	тонко-перепончатый	слабо-развита, перепончатая	Группа видов, у которых очень легко разрушается околоплодника
40. „ *procumbens* L. .	1	„ „	„	
41. „ *Velenovskii* Vand.	1	„ „	„	
42. „ *speciosum* Willd.	1	„ „	„	
43. „ *rytidosemium* Bois	1	„ „	„	
44. „ *patens* Schreb. .	1	„ „	„	
45. „ *thionantum* H. .	1	„ „	„	
46. „ *dubium*	1	„ „	„	
47. „ *aurantiacum* Boiss.	1	„ „	„	
48. „ *arvense* L. . . .	1	„ „	„	
49. „ *hirtum* All. . . .	1	„ „	„	
50. „ *Parnassi* Boiss .	1	„ „	„	
51. „ *setiferum* Boiss .	1	„ „	„	
52. „ *comosum* Lab. .	1	„ „	„	
III группа, где бобы совсем не раскрываются:				
53. *Tr. formosum* D'ur. .	1	тонко-перепончатый	кожистая, в зеве утолщена	
54. „ *reclinatum* Wald.	1	„ „	„	
55. „ *physanthym* Hook.	2	тонко-кожистый	слабо-развита, перепончатая	
56. „ *angustifolium* Lin	1	тонко-перепончатый	хорошо-развита; в зеве чашечка с хрящеватым кольцом	
57. „ *Lagrangei* Boiss.	1	„ „	слабо-развита, перепончатая	
58. „ *scabrum* L. . . .	1	тонко-перепончатый, чуть заметна крышечка	хорошо-развита, кожистая	
59. „ *phleoides* Pour. .	1	тонко-перепончатый с матовым колпачком	„	
60. „ *ligusticum* . . .	1	„	„	
61. „ *Lagopus* Pourr. .	1	„	хорошо-развита, кожистая	в зеве хрящевое кольцо
62. „ *gemellum* Pourr.	1	„	„	
63. „ *versicolor* St. . .	1	„	„	
64. „ *cinctum* DC. . .	1	тонко-перепончатый с маленькой блестящей крышечкой	„	
65. „ *panormitanum* Pr.	1	„	„	

Виды р. *Trifolium* L.	Число семян	Развитие и особенности околоплодника	Развитие и особенности чашечки	Примечание:
66. *Tr. incarnatum* Lin.	1	тонко-перепончатый с маленькой блестящей крышечкой	хорошо-развита кожистая	
67. „ *Cherleri* L. . .	1	„	„	
68. „ *smyrneum* Boiss.	1	„	„	
69. „ *leucanthum* MB.	1	тонко-перепончатый с кожистым колпачком	хорошо развита, кожистая	
70. „ *Bocconi*	1	„	„	
71. „ *scutatum*	1	тонко-перепончатый с маленькой блестящей крышечкой	„	
72. „ *maritimum* L. . .	1	„	„	
73. „ *diffusum* Ehr. . .	1	„	„	
74. „ *ochroleucum* L. .	1	„	„	
75. „ *pannonicum* J. .	1	„	„	
76. „ *pratense* L. . . .	1—2	„	„	
77. „ *dalmaticum* L. .	1	„	„	
78. „ *clypeatum* L. . .	1	„	„	
79. „ *microdon* H. . .	1	тонко-перепончатый с матовым утолщением	тонко-кожистая	
80. „ *microcephalum* P.	1	тонко-перепончатый, в верхней части кожистый с сетью механических пучков	„ „	
81. „ *circumdatum* K. .	1	„	„ „	
82. „ *laevigatum* Poir.	1	тонко-перепончатая незначительная часть боба, далее блестящая крышечка	„ „	
83. „ *columbinum* . .	1	тонко-перепончатый	„ „	
84. „ *ciliatum*	1	тонко- кожистый с волокнами, идущими косо от брюшного к спинному шву	„ „	

главным образом осадков, влажности и температуры. Следует отметить, что напр. у *Tr. filiforme* L. при прорастании в начале корешок, а затем и семенодоли разрушают околоплодник и чашечку. Таким образом здесь мы имеем бобы, где раскрывание по брюшному шву не утрачено, но роль такого раскрывания в деле освобождения семян невелика, так как щель не достаточно широка для свободного выпадения семян. По ширине щели данную группу можно разбить на две подгруппы:

А — где ширина щели превышает половину толщины семени — *Tr. Watsoni, Tr. tridentatum, Tr. spadiceum* (табл. 2, фиг. 23) и другие;

Б—где ширина щели менее половины толщины семени, а у некоторых видов едва заметна, напр. *Tr.*

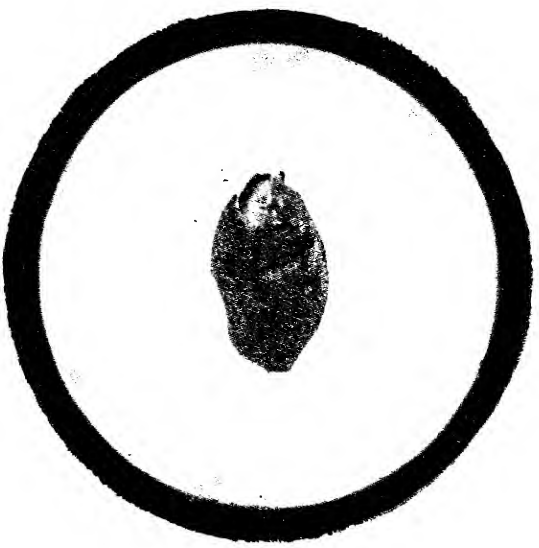


Рис. 7. Trifolium medium L. Раскрывание по брюшному шву заметно лишь в верхней части боба.

medium (рис. **7**; таб. **2**, фиг. 9), *Tr. montanum* (табл. 1, фиг. 17) *Tr. repens* L. (рис **2**, табл. 1, фиг. 18 и 19), *Tr. badium*, и мн. другие.

В пределах второй подгруппы (Б) резко выделяется некоторое число видов (см. общую сводку) с непосредственно разрушающимся околоплодником, напр. *Tr. filiforme* (рис. **1**; таблица 1, фиг. 29—31), *Tr. speciosum*, *Tr. arvense* (рис. **5**; табл. 1, фиг. 1—4) и др. Околоплодник, настолько слабо развит, тонко-перепончатый, что при незначительном механическом воздействии, даже при осторожном освобождении боба происходят различного рода разрывы и трещины в оболочке, тем самым давая возможность освобождаться семенам.

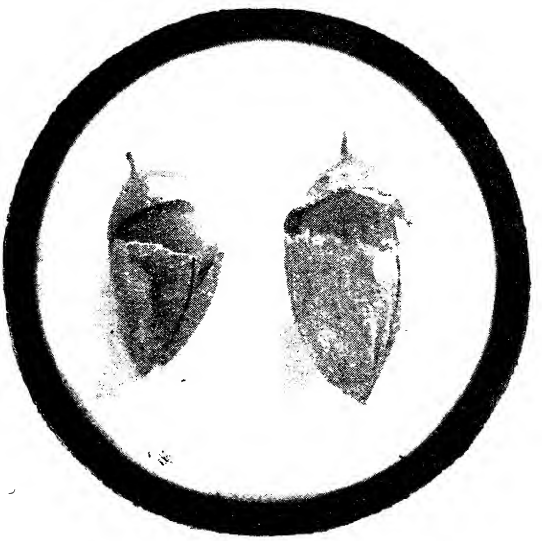


Рис. 8. Trifolium pannonicum L. Разрыв крышечки от нижней части боба.

Последняя группа с нераскрывающимися бобами за небольшим исключением (*Tr. microcephalum, arcumdatum, laevigatum, columbium, ciliatum*) охватывает виды подрода *Lagopus* и имеет слабо развитой брюшной шов. В утолщенной верхней части боба, называемой крышечкой, колпачком, брюшной шов едва заметен. В таких случаях мы имеем разрывы на границе подобных образований, вызванные механическим воздействием, напр. *Tr. pratense* (рис. **6**; табл. 1 фиг. 5—7), *Tr. pannonicum* (рис. 8, 10, 11), *Tr. scabrum* и многие др.

Численное соотношение среди рассмотренных групп таково: I группа 7 видов — 8,1%; II группа 45 видов — 53,5%, III группа 32 вида— 38,4%.

Таким образом мы имеем незначительный процент видов с хорошо раскрывающимися бобами,—I группа; наибольший процент видов, где налицо утрата раскрывания по брюшному шву, содержит II группа, и весьма значительный процент видов, среди которых раскрывание совершенно отсутствует,—III группа. Для большей характеристики рассмотренных видов в связи с раскрыванием бобов приведем числовые данные о количестве семян и степени механического развития околоплодника и чашечки.

ТАБЛИЦА 1

Группы: / Признаки:		I группа		II группа		III группа	
		Число видов	% % от всего числа видов	Число видов	% % от всего числа видов	Число видов	% % от всего числа видов
Число семян	Многосемян. бобы (2-6)	5	71,5	22	49	1	3,1
	Односемянные бобы. . .	2	28,5	23	51	31	96,9
Степень развития околоплодника	Кожистый	5	71,5	25	55,6	1	3,1
	Перепончатый	2	28,5	20	44,4	31	96,9
Степень развития чашечки	Хорошо развита	3	43	9	20	25	78,8
	Слабо развита	4	57	36	80	7	21,2

Группа хорошо раскрывающихся бобов, как видно из таблицы 1, имеет больший процент многосемянных бобов в противоположность группе с бобами совсем нераскрывающимися, где процент могосемянных ничтожен. Вторая группа, где раскрывание по брюшному шву незначительное, занимает примерно среднее положение между двумя крайними группами, давая одинаковый процент как одно-, так и двусемянных бобов: при этом односемянные бобы относятся по преимуществу к подгруппе Б, т. е. объединяют собою виды, бобы которых имеют ширину щели в области брюшного шва меньше половины толщины семени. Таким образом мы имеем прямую зависимость между степенью раскрывания бобов и числом семян.

В отношении числа семян весьма интересным оказался культурный клевер *Tr. pratense* L. По литературным данным Ашерсона и Гребнера Джибелли и Белли. Гарц (Harz), Шмальгаузена и др. указывается наличие одного семени в бобе у *Tr. pratense* L.

Просматривая значительную коллекцию данного вида на Центр. генетической и селекц. станции в Детском Селе, нами найдено:

№№ кустов и их происхождение:	Число просмотр. головок	Число просмотр. бобов	Число 1-семянных бобов	Число 2-семянных бобов	Процент 2-сем. бобов
73. Швейцария. . . .	13	236	94	142	60
64. Ленингр. область .	2	28	16	12	43
119. б. Новгородск. губ.	3	30	20	10	33
126. б. Уральская обл. .	2	50	40	10	20
133. б. Пермская губ. .	1	60	57	3	5

Из приводимых данных видно, что среди некоторых образцов красного клевера на долю 2-семянных бобов падает значительный процент. Малое количество наблюдений не дает нам право делать вывода о наличии большого числа семян в бобах.

Наши, далеко не полные, наблюдения показали, что в завязи цветка обычно развиваются две, совершенно одинаковые семяпочки. При дальнейшем росте бобов одна из них не всегда развивается в готовое семя. Получается ли это в результате недостаточного питания одной из семяпочек или в силу других причин, для нас совершенно не ясно.

Но этот факт заслуживает внимания, т. к. не исключена возможность нахождения среди *T. pratense* L. таких рас, среди которых двусемянные бобы могут встречаться в большом числе. Это обстоятельство может непосредственно привести к разрешению вопроса о семенной продукции красного клевера, что в практическом отношении весьма важно.

Отмечая развитие околоплодника, следует иметь в виду некоторую общность характеристики, обозначенную двумя крайними формами, как кожистый и перепончатый. Сюда же вошли и тонко-кожистые и тонко-перепончатые. Степень механического развития околоплодника отмечалась с одной стороны по сопротивлению на разрыв под действием препаровальной иглы, а с другой—по степени интенсивности прохождения света под бинокуляром. Несмотря на сравнительно грубый метод определения, все же довольно наглядно обрисовывается связь последнего с тем или иным способом раскрывания бобов. Как видно из таблицы по раскрыванию бобов, более кожистому, хорошо развитому околоплоднику соответствует и лучшее раскрывание по шву и обратно: бобы с слаборазвитым околоплодником раскрываются плохо или вовсе не раскрываются. Но было бы неправильно предполагать, что нераскрывающиеся бобы характеризуются только тонким перепончатым околоплодником. Надо иметь ввиду, что в группу перепончатых бобов отнесено значительное число видов, у которых имеется своеобразное

утолщение в верхней части боба, то в виде твердой блестящей крышечки, то в виде матового утолщенного колпачка в той или иной степени развитых (*Tr. pratense, pannonicum, dalmaticum* и др.). В данном случае можно лишь отметить стремление к недоразвитию околоплодника, вернее части его, в связи с уменьшение числа семян и редукцией раскрывания по брюшному шву. Следует отметить и резкое исключение, когда односемянные бобы сравнительно хорошо раскрываются по брюшному шву, но в то же время имеют и сильно развитый, равномерно утолщенный околоплодник (*Tr. medium, spadiceum*).

В отношении раскрывания бобов и механического развития чашечки можно сказать следующее: у хорошо раскрывающихся бобов отсутствует хорошо развитая чашечка и обратно: у нераскрывающихся бобов чашечка развита хорошо. Таким образом, здесь мы имеем обратную картину тому, что имеет место в отношении числа семян и механического развития околоплодника.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика плодов		Число семян			
		многосемянные		односемянные	
		число видов	% % от общего числа видов	число видов	% % от общего числа видов
Степень развития околоплодника	Кожистый	21	75	11	20
	Перепончатый . .	7	25	45	80
Степень развития чашечки	Хорошо развита .	5	18	32	57
	Слабо развита . .	23	72	24	43

Из приводимой таблицы 2 видно, что многосемянные бобы имеют кожистый, хорошо развитый околоплодник (75%) и слабо развитую тонкокожистую или перепончатую чашечку (72%). У односемянных бобов на долю тонкого, перепончатого околоплодника падает 80% всех рассмотренных видов и 57% на долю кожистой, хорошо развитой чашечки. Следовательно, здесь мы имеем прямую зависимость числа семян в отношении механического развития околоплодника и чашечки, наиболее резко выявленную в отношении многосемянных бобов.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика плодов		Степень развития околоплодника			
		кожистый		перепончатый	
		число видов	% % соотношения	число видов	% % соотношения
Число семян	Многосемянн. бобы	20	64,5	8	14.3
	Односемянн. бобы .	11	35,5	45	85,7
Степень развития чашечки	Хорошо развита .	11	35,5	26	46,2
	Слабо развита . . .	20	64,5	27	53,8

В отношении степени механического развития околоплодника, как и следовало ожидать, имеем обратную картину (см. таблицу 3) предыдущего сравнения, т. е. более кожистому, хорошо развитому околоплоднику соответствует большее число семян и слабое развитие чашечки, и обратно: для тонкого перепончатого околоплодника характерно меньшее число семян и хорошо развитая чашечка.

И наконец, сравнивая степень механического развития чашечки с числом семян в бобе и степенью механического развития околоплодника, можно отметить, что хорошо развитой кожистой чашечке соответствует больший процент односемянных, перепончатых бобов. Слабо развитая перепончатая чашечка несет почти в равной степени, как многосемянные кожистые бобы, так и односемянные перепончатые. См. таблицу 4.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика плодов		Степень развития чашечки			
		хорошо развита		слабо развита	
		число видов	% % соотношения	число видов	% % соотношения
Число семян в бобе	Многосемянные . .	5	11,5	23	49
	Односемянные . .	32	88,5	24	51
Степень развития околоплодника	Кожистый	11	30	20	42,5
	Перепончатый . .	26	70	27	57,5

На основании полученных данных можно отметить;

Во-первых, хорошо раскрывающиеся бобы имеют большее число семян, сильно развитый кожистый околоплодник, слабо развитую перепончатую чашечку.

Во-вторых, совсем нераскрывающиеся бобы имеют небольшое число семян, слабо развитый перепончатый околоплодник, сильно развитую кожистую чашечку.

В-третьих, слабо раскрывающиеся бобы занимают среднее место между двумя крайними типами.

Перейдем к рассмотрению анатомического строения бобов рода *Trifolium* L. При этом следует отметить, что плоды многих бобовых имеют сложную анатомическую картину, где перикарпий составлен из нескольких хорошо различимых слоев. Так, напр., внутренняя часть мезокарпия бобов *Pisum sativum* заключает волокнистый или пергаментный слой. Последний представляет собою два слоя сильно утолщенных твердых волокон, идущих в различных направлениях. Внутренний слой волокон идет по направлению от спинного к брюшному шву, а наружный по длине боба. Эти два слоя как бы налегают один на другой почти под прямым углом. Остальная часть мезокарпия состоит из тонкостенной ткани. Еще большее усложнение мы встречаем у *Phaseolus vulgaris* L., где кроме волокнистого слоя развивается многорядная гиподерма.

При объяснении механизма раскрывания, как указывает Дю-Сабл он, надо исходить из структуры самого перикарпия. По его данным главной причиной, можно сказать, единственной, считается высыхание обычно одревеснивших тканей, которые прилегают к месту разрыва в виде описанного выше волокнистого слоя.

Наличие одревеснивших элементов встречается не только в плодах бобовых, но также в стручках крестоцветных, в листовке *Helleborus* и в коробочке *Euphorbia, Datura* и др. При высыхании плодов одревеснивший волокнистый слой сокращается настолько сильно, что клетки брюшного, а иногда и спинного шва разрываются, и семена выпадают из плода. Различное же направление волокнистых слоев приводит к скручиванию створок плодов, напр. у *Vicia cracca* L. и др. в силу различного сокращения этих слоев.

Вот те общие указания, которые имеются по вопросу о механизме раскрывания бобов. В частности бобы *Trifolium* L, как отмечалось выше, анатомически никто не исследовал, относя их к нераскрывающимся бобам (Л. Дю Саблон), а между тем мы видим, что у некоторых представителей данного рода освобождение семян происходит в результате раскрывания плодов по брюшному шву.

Анатомическому исследованию были подвергнуты большинство

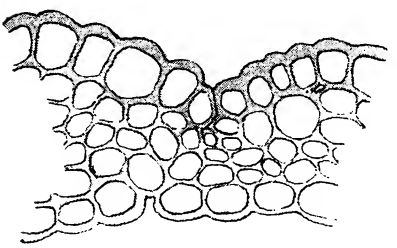


Рис. 9. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. arvense L.

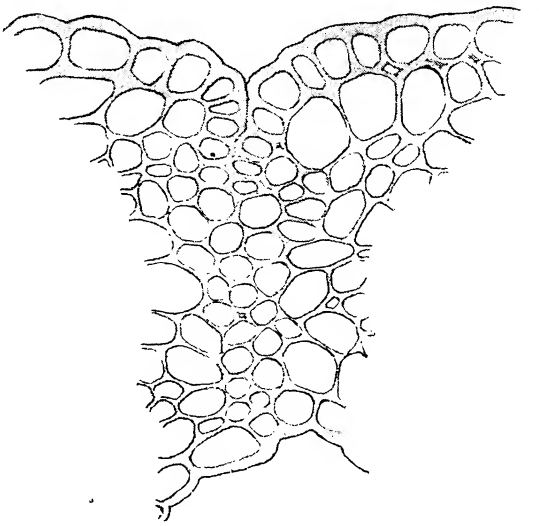


Рис. 10. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. pratense L.

рассмотренных видов. В дальнейшем изложении остановимся лишь на некоторых представителях из основных групп, наиболее характерных по степени раскрывания перикарпия. Прежде всего необходимо было выяснить: какова анатомическая картина в области брюшного шва? Оказалось, что у всех исследованных видов (см. рис. 9—14) на поперечных срезах видна глубокая щель. Наружный эпидермис одной и другой створки боба, соединяясь друг с другом, глубоко внедряется в область брюшного шва. Образованная, таким образом, щель— первый намек на будущую линию разрыва. При этом независимо от степени раскрывания, т. е. от того, будут ли бобы хорошо раскрываться по шву (рис. 14) или раскрывание будет совершенно утрачено(рис. 9), на поперечных срезах мы всегда сможем обнаружить будущее место разрыва. За внешним эпидермисом следует многослойная, тонкостенная паренхима мезокарпия, которая далее примыкает к внутреннему эпидермису. При развитии перикарпия увеличение щели может итти за счет этой внутренней паренхимы, что хорошо видно на рис. 11.

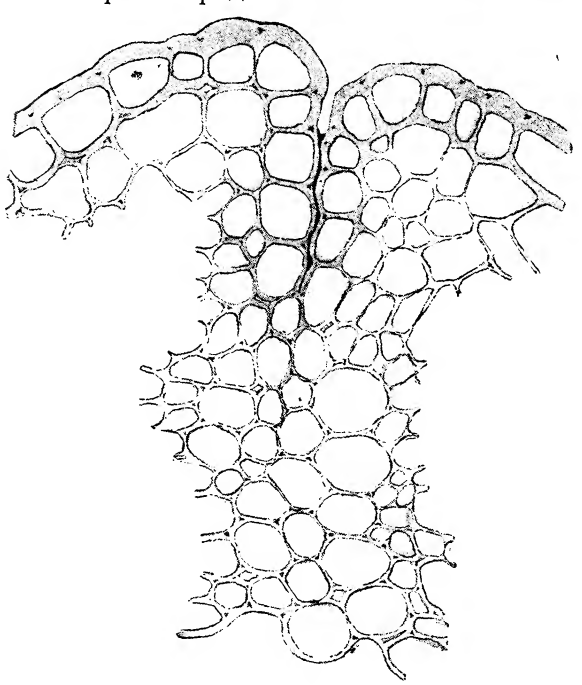


Рис. 11. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. montanum L. (сверху вниз).

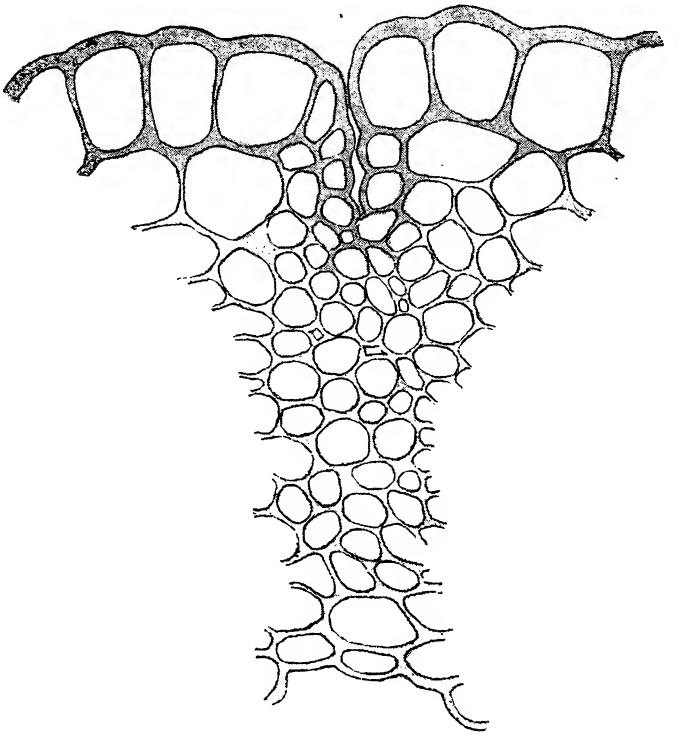


Рис. 12. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. medium L.

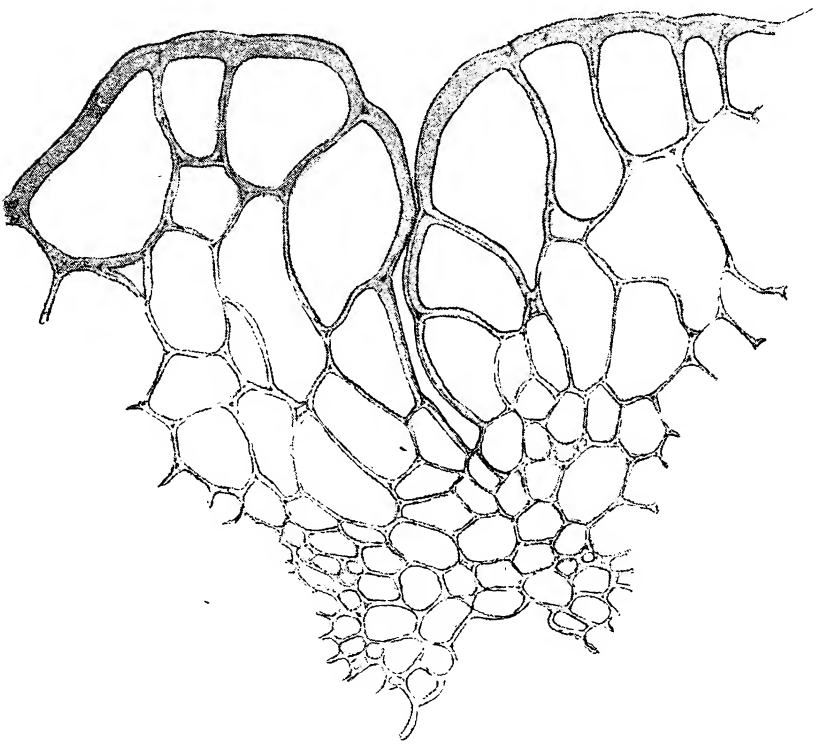


Рис. 13. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. repens L.

Следует отметить, что наличие щели, образованной верхним эпидермисом еще задолго до полного созревания, не дает нам основания судить о степени раскрывания. Так, хорошо раскрывающийся боб *Tr. Lupinaster* L (рис. 14) при наличии щели имеет более многослойную паренхиму в области брюшного шва, нежели слабо раскрывающиеся бобы, напр. *Tr. repens* L. (рис. 13), *Tr. arvense* L (рис. 9) и др. Таким образом, для уяснения механизма раскрывания следует искать других причин, которые могут лежать вне брюшного шва. Естественно наше внимание было направлено на анатомию створок боба. Для исследования были взяты вполне зрелые бобы. После соответствующей обработки в размягчающей смеси равных частей

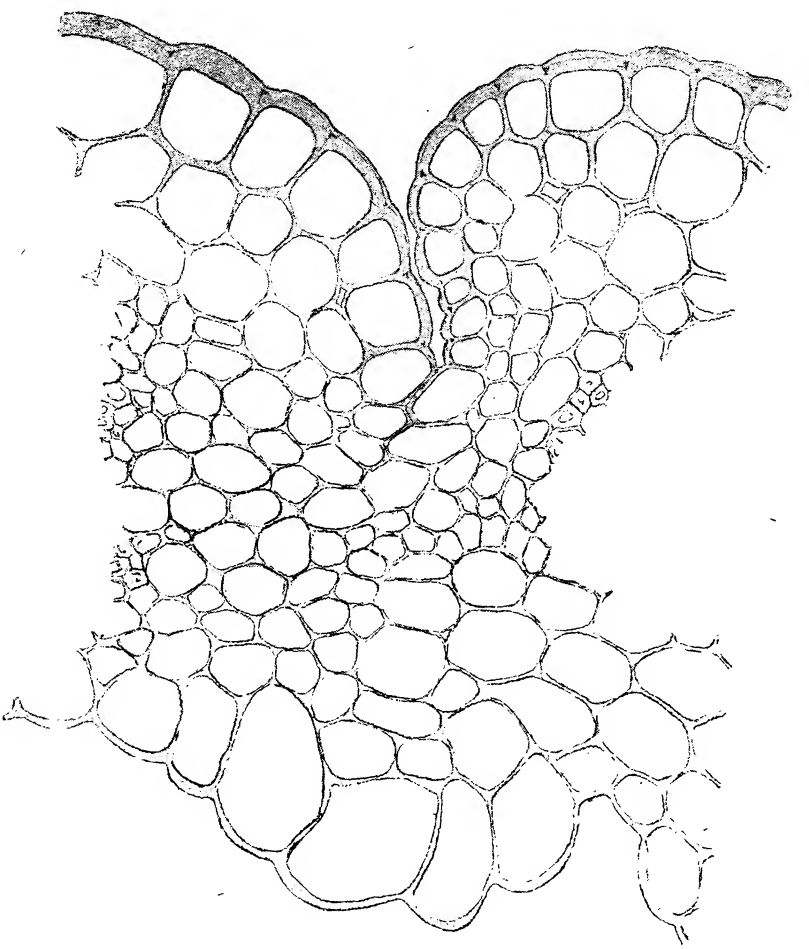


Рис. 14. Поперечный срез в области брюшного шва Tr. Lupinaster L.

спирта, воды и глицерина были сделаны поперечные срезы через створки бобов. Анатомическое строение стенок бобов у *Trifolium* L. оказалось в высшей степени просто и однородно. Достаточно сравнить рис. 15—17, чтобы убедиться в этом. Несмотря на резкое различие в степени раскрывания бобов у *Trifolium* L. мы не находим прежде всего т. н. волокнистого слоя. Во всех случаях мы имеем хорошо развитый утолщенный верхний эпидермис и многослойный тонкостенный мезокарпий, примыкающий к внутреннему, также утолщенному эпидермису. Принципиально различие в строении стенок плодов у хорошо раскрывающихся бобов со-

стоит в более сильно развитом верхнем эпидермисе и многослойности мезокарпия (рис. 15 и 17). Для окончательного суждения о наличии одревесневших элементов в стенках бобов были сделаны поперечные срезы перпендикулярные к брюшному шву. После обработки флороглюцином и соляной кислотой с одревесневшими элементами оказался небольшой участок волокон у *Tr. Lupinaster* L. (рис. 18). Этот участок прозенхимных элементов прилегает с одной стороны к внешнему эпидермису и месту разрыва, а с другой в виде узкого отрога идет к средине мезокарпия, целиком помещаясь в области брюшного шва. Наличие определенного места разрыва и сокращение этих одревеснев-

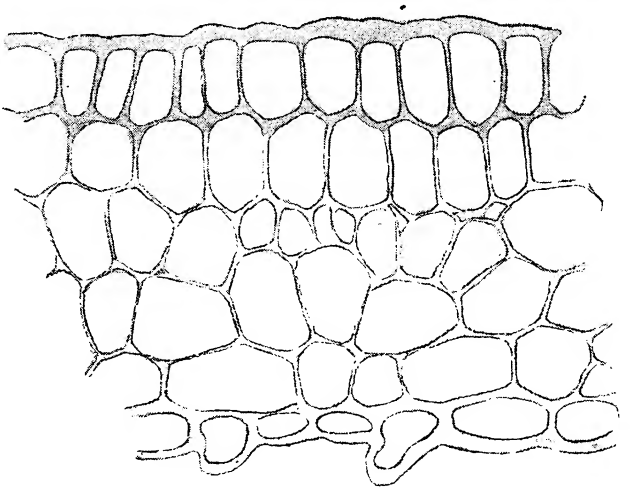


Рис. 15. Поперечный срез боковой стенки боба Tr. Lupinaster L.

ших элементов и служат одной из причин хорошего раскрывания бобов у *Tr. Lupinaster* L.

В тех бобах, где раскрывание по брюшному шву незначительно, наибольшую роль, при отсутствии волокнистого слоя, играет с одной стороны наличие щели в месте разрыва, а с другой сокращение при высыхании клеток внешнего эпидермиса. Других причин, обусловливающих раскрывание бобов, мы не находим. Следует отметить, что волокнистый слой не является главной причиной в деле раскрывания бобов. Так, стенки плода *Ornithopus sativus* имеют хорошо развитый волокнистый слой [см. Мёллер-Грибель (Moeller - Griebel), 1928, стр. 143], а между тем никакого раскрывания бобов мы не имеем. Освобождение семян происходит при разрушении всего перикарпия. Совершенно особо стоят некоторые виды рода *Trifolium* L., у которых образуется т. н. крышечка или колпачок в верхней части боба. Сюда относятся многие представители из секции *Eulagopus*, как напр. *Tr. pratense, pannonicum* и др.

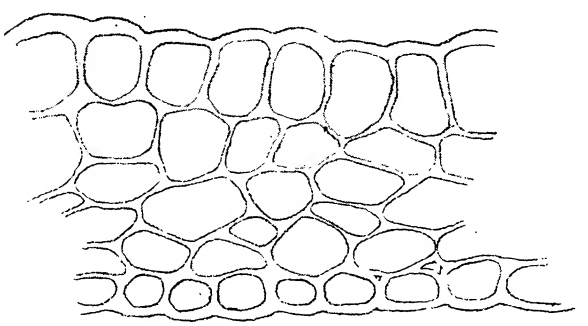


Рис. 16. Поперечный срез боковой стенки боба Tr. medium L.

Остановимся на образовании крышечки у *Tr. pratense* L. и ее роли в деле освобождения семян. Было взято несколько последовательных стадий вплоть до вполне развившейся крышечки. Срезы делались параллельно шву через обе створки по всей длине бобика. В наиболее ранней стадии (табл. 2, фиг. 1. определить

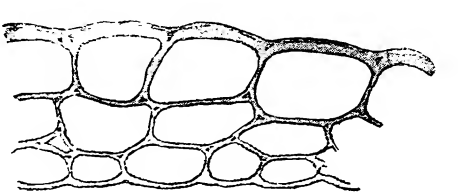


Рис. 17. Поперечный срез боковой стенки боба Tr. repens L. (сверху вниз).

границу крышечки не представляется возможным: здесь все клетки мезокарпия и эпидермиса походят одна на другую. Лишь в более поздних стадиях происходит утолщение наружных стенок внешнего эпидермиса и образование гиподермы с утолщенными стенками. У совершенно зрелых плодов эпидермис и гиподерма одревесневшие с малыми полостями, заполненными кристаллами по всей вероятности оксалата кальция (табл. 2, фиг. 4). Граница перехода крышечки в мешочек легко различима. Утолщенные клетки верхнего эпидермиса (табл. 2, фиг. 2 и 3) сменяются тонкостенными клетками, а на поперечном разрезе (табл. 2, фиг. 5 и 6) мы видим не только заметное уменьшение в толщине стенок эпидермиса, но также то, что на месте гиподермы развиваются тонкостенные паренхимные клетки мезокарпия. При этом нижняя часть боба *Tr. pratense* L. имеет явно недоразвитый мезокарпий.

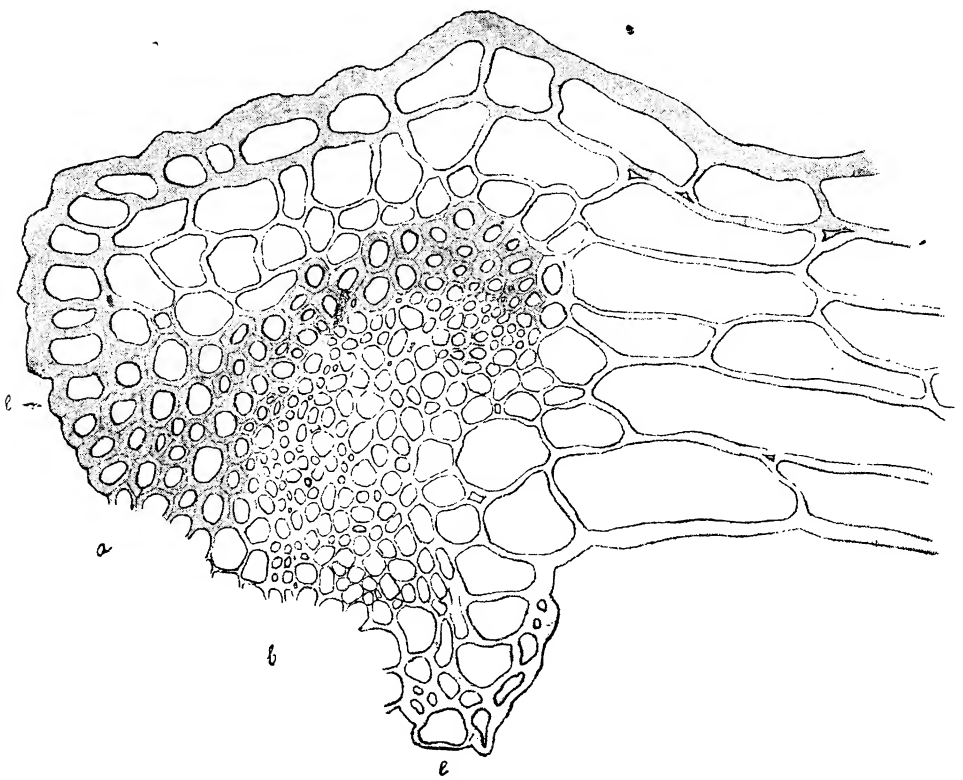
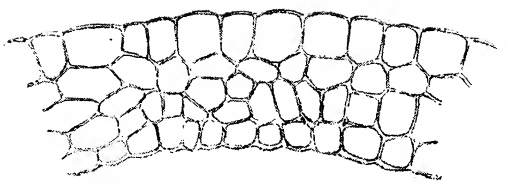


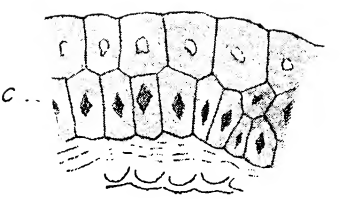
Рис. 18. Поперечный срез боковой стенки боба Tr. Lupinaster L.

Таким образом бобы, подобные бобам *Tr. pratense* L, не только морфологически, но и анатомически состоят из двух резко обособленных частей. Вполне понятно, что такое строение бобов приводит к разрывам, обычно наблюдаемым на границе крышечки и мешечка. Эти разрывы обусловлены различной способностью сокращения тканей верхней и нижней части боба. Как видно из наших рисунков, неодревесневшие клетки мешечка сокращаются более, чем одревесневшие эпидермис и гиподерма крышечки. Следовательно, при высыхании крышечка поддается незначительному сжатию, в то время как нижняя часть боба равномерно сокращаясь превращается в подобную, но меньшую фигуру. Это обстоятельство и приводит к разрыву между ними.

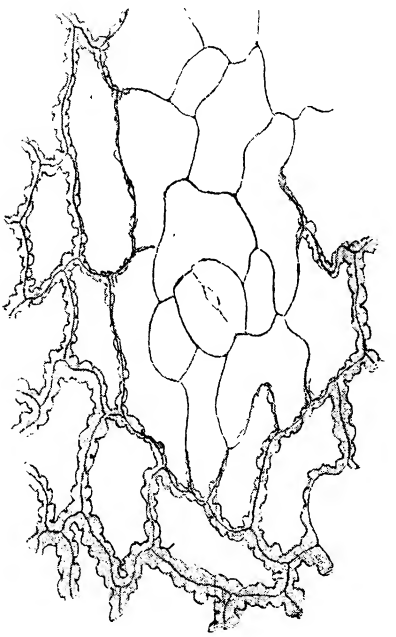
Заканчивая рассмотрение имеющихся в нашем распоряжении материалов, мы приходим к следующим основным выводам.



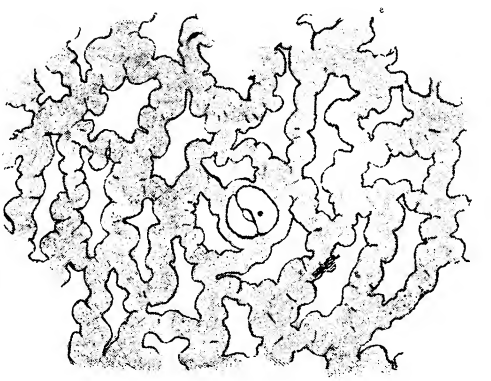
1



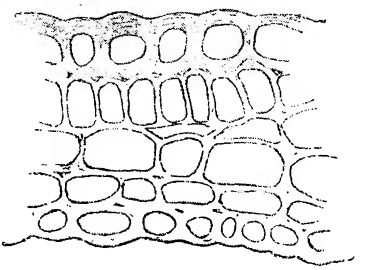
4



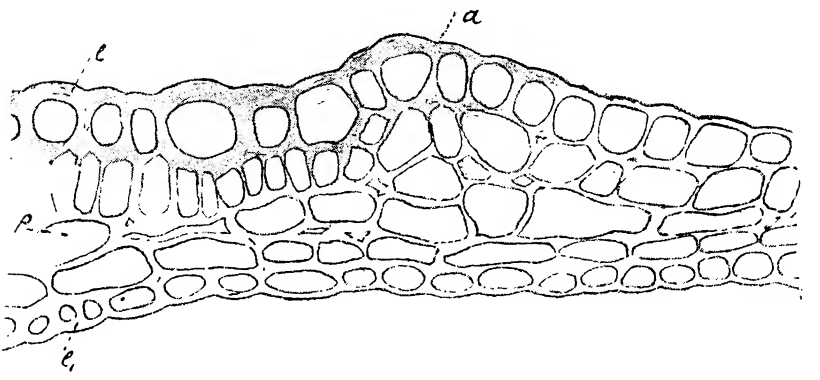
3



2



5



6

Фиг. 1. Поперечный срез в области крышечки Tr. pratense L. в молодом возрасте.— Фиг. 2. Клетки верхнего эпидермиса крышечки боба Tr. pratense L.—Фиг. 3. Клетки верхнего эпидермиса на границе крышечки и нижней части боба Tr. pratense L.— Фиг. 4. Поперечный срез крышечки боба Tr. pratense L. Под верхним эпидермисом залегает слой гиподермы с кристаллами оксалата кальция. — Фиг. 5. Поперечный срез близь границы крышечки у Tr. pratense L.—Фиг. 6. Поперечный срез в месте перехода крышечки Tr. pratense L.

В пределах рода *Trifolium* L. встречаются различные способы освобождения семян из бобов.

Приводимая нами характеристика групп по степени раскрывания бобов не совпадает с существующей классификацией рода *Trifolium* L. Различные способы раскрывания наблюдаются в одной и той же секции.

Анатомическое исследование показало, что раскрывание по брюшному шву может происходить, во-первых, благодаря наличию определенного места разрыва, во-вторых—благодаря значительному сокращению клеток внешнего эпидермиса и, наконец, в-третьих, благодаря присутствию механических элементов в области брюшного шва.

Наиболее совершенное раскрывание наблюдается у тех видов, где имеются механические элементы в области шва. Таким видом, резко отличным по строению бобов, оказался *Tr. Lupinaster* L. У группы нераскрывающихся бобов, имеющих в верхней части т. н. крышечку, происходят разрывы, обусловленные различной способностью к сокращению тканей к верхней и нижней части боба. Анатомически верхняя часть боба резко отличается от нижней части.

В заключение считаю своим долгом выразить глубокую благодарность проф. Г. А. Левитскому и проф. В. Г. Александрову за ценные указания в работе.

Литература

1. Ascherson und Graebner. Synopsis der Mitteleurop. Flora. VI. Band, II Abt. *Rosaceae Leguminosae*. Leipzig, 1906—1910.—2. Gibelli G. et Belli, S. Rivista critica delle specie di *Trifolium* Italiane; sezione *Lagopus* Koch.—3. Их же. Estr. dalla Memorie della Reale Accademie delle Scienze di Torino Serie II Tomo XXXIX 1889.—4. Их же Rivista critica delle Specie di *Trifolium* Italiane; Sez. *Galearia* Presl — *Paramesus* Presl — Micrantheum Presl. Там же, т. XLI. 1890 г.—5. Их же. Rivista critica delle Specie di *Trifolium* Italiane; Sez. *Trigantheus* Nobis (*Mistvillus* Presl). Там же том XLII 1891 г.—6. Harz. G. Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin. 1885—7. Kraus. Ueber den Bau trockener Pericarpien Jahrb. f. wiss. Bot. 1866—1867.—8. Moeller-Griebel. Mikroskopie der Nahrungs- und Genus smittel aus dem Pflanzenreiche Berlin. 1928.—9. Sablon L.—Rechéhes sur la Dehiscence des Fruits a pericarpe sec. Annal. des Scienc. Natur. Bot. 1884.—10. Zimmerman A. Mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen. Jahrb. f. wiss Bot. 1879—1881.—11. Шмальгаузен И. Флора средней и южной России.

M. JAKOWLEW

Über das Aufspringen der Hülsen der Gattung Trifolium L.

Zusammenfassung

Aus verschiedenen Sektionen der artreichen Gattung *Trifolium* L. sind gegen 100 Arten zwecks Klärung der Weise des Hülsenaufspringens und ihrer Samenentleerung untersucht worden. Die vorliegende Frage wurde in Verbindung mit dem allgemeinen Problem aufgeworfen, dem Problem der Abhängigkeitsbestimmung verschiedener Weisen des Hülsenaufspringens von der Anzahl der Samen in ihnen, vom Grad der mechanischen Entwicklung des Perikarpiums und des Kelches, und auch der Feststellung des Mechanismus des Hülsenaufspringens auf Grund der anatomischen Untersuchung der Struktur selbst des Perikarpiums.

In dem von uns untersuchten Arten (s. die allgemeine Liste), die verschiedenen Sektionen entnommen wurden, haben wir gänzlich verschiedene Weisen der Samenbefreiung feststellen können.

Es muss erwähnt werden, daß die sich gut öffnenden Hülsen folgende Merkmale haben: eine große Anzahl von Samen, ein stark entwickelten lederiges Fruchtgehäuse, einen schwachentwickelten häutigen Kelch. Ferner haben die sich garnicht öffnenden Hülsen: eine geringe Anzahl von Samen, ein schwach entwickeltes häutiges Fruchtgehäuse, einen stark entwickelten lederartigen Kelch. Und die sich schwach öffnenden Hülsen endlich nehmen eine mittlere Stellung zwischen den beiden äußersten Typen ein.

Die anatomische Untersuchung erwies, daß das Aufspringen längs der Ventralnaht folgendermaßen bedingt werden kann: erstens dank dem Vorhandensein einer bestimmten Rißlinie, zweitens dank der bedeutenden Zusammenziehung der äußeren Epidermis und drittens, endlich, dank dem Vorhandensein mechanischer Elemente im Bereich der Naht.

Die allervollkommenste Weise das Öffnens beobachtet man bei denjenigen Arten, welche im Bereich der Naht mechanische Elemente aufweisen. Als eine Art, die sich scharf von den anderen in der Struktur des Perikarpiums unterscheidet, erwies sich *Tr. Lupinaster* L.

In der Gruppe der sich öffnenden Hülsen, hauptsächlich bei den Arten der subgen. *Lagopus*, wie z. B. *Tr. pratense* L., *pannonicum* Jq. u. anderen, welche im oberen Teil ein sogenanntes Deckelchen besitzen, entstehen Risse, die von der verschiedenen Zusammenziehungsfähigkeit des oberen und des unteren Teiles der Hülse bedingt wird. Anatomisch unterscheidet sich der obere Teil der Hülse sehr beträchtlich vom unteren Teil.

РЕФЕРАТЫ

В. Л. Комаров и Е. Н. Клобукова-Алисова. Определитель растений Дальневосточного края. 1. Ленинград, издательство Акад. Наук СССР, 1931, X + 622 стр. 187 + 1 табл., цена 10 р.

Эта работа не может считаться вполне 2-м изданием „Малого определителя растений Дальневосточного края" тех же авторов (1925) и сама по себе представляет крупный вклад в нашу ботаническую литературу. I том заканчивается родом *Ribes* и заключает таблицы для разделения растений на основные группы для определения семейств по этим группам, для определения родов древесных пород, для определения водных растений, погруженных или плавающих по воде, и наконец таблица для определения родов и видов по семействам.

Как во всяком определителе, таблицы составлены с расчетом на наиболее легкое и скорое подыскание названия для интересующего читателя растения. С этой, очевидно, целью составлены и специальные таблицы для древесных и кустарниковых пород и водных растений. Оценить достоинства этих таблиц можно разумеется не иначе, как после разработки известной части флоры Дальнего Востока по этому определителю. Однако и сейчас видно, что по сравнению с „Малым определителем" большие улучшения достигнуты в таблицах для ив, некоторых злаков и некоторых других групп. Значительная часть видов изображена на штриховых рисунках, в том числе и некоторые новые виды, диагнозы которых еще не опубликованы. Названия некоторых растений по сравнению с „Малым определителем" изменены; к сожалению авторы в каждом отдельном случае не указывают на эти изменения, чем затрудняют работу практических работников и начинающих ботаников, хорошо освоившихся с некоторыми старыми названиями.

Нельзя не отметить того обстоятельства, что название труда не вполне отвечает его содержанию, т. к. значительная часть Дальневосточного края заведомо не предусматривается определителем. Какой же именно район охватывает „Определитель", авторы здесь как и в „Малом определителе" не оговаривают. Для некоторых растений отмечается район распространения, но какой именно критерий положен в основу этих указаний, понять трудно. Напр. для *Pinus pumila* Rgl отмечено „Гольцы Сихота-алиня", а о его присутствии на Сахалине и Буреинском хребте ничего не сказано; для *Juniperus sibirica* Burkh. отмечаются почему то только „Гольцы Сучана". Таких примеров много. Эта же „географическая неопределенность" проявляется еще и в следующем: на стр. 183 приводится *Stipa mongolica alpina* Fr. Schm. — форма, эндемичная для Буреинского хребта; на этом основании можно, казалось бы, думать, что Буреинский хребет включен в район определителя. Однако в „Определителе" отсутствует несколько видов, которые акад. Ф. Б. Шмидт приводил для этого района в той же работе, где и описал названный ковыль, напр. *Aquilegia leptoceras* Turcz и др. Эти недочеты затрудняют использовать „Определитель "как конспект флоры для целей географии растений, а потребность в таком конспекте флоры вполне конкретной территории как у советских, так и у иностранных ученых значительная, особенно при условии, что этот труд вышел из под пера выдающегося знатока флоры Восточной Азии, каким без сомнения является акад. В. Л. Комаров.

Издана книга хорошо, вполне удовлетворительно большинство штриховых рисунков, и надо думать, что 5000 тираж этого „Определителя" скоро исчерпается.

В. Сочава

Cannabaeus L. Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen und ihre Beziehungen zueinander. Unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Anabaena*. Jena. 1929. („Pflanzenforschung", H. 13). S. 1—48.

Исследования Каннабеуса проведены на чистых культурах цианових водорослей, главным образом шести видов *Anabaena;* планктические, образующие цветение воды виды этого рода, напр., *Anabaena flos aquae* и *A. Hassallii*, не поддавались культуре, в то время как бентонические виды культивировались легко. В качестве материала для посева служили, между прочим, также и гербарные образцы; автор отмечает различную длительность сохранения способности к прорастанию у спор различных видов *Anabaena*: так *A. variabilis* проросла и пышно развилась в 1927 г. из ербарного материала, собранного Тильден (J. E. Tilden) в 1895 г. в Южн. Дакоте; напротив, *A. laxa* оказалась способной сохранять в воздушно-сухом состоянии способность к прорастанию только в течение 6 месяцев.

Культуры приготовлялись на водопроводной воде с добавлением некоторых питательных солей (поэтому состав питательного раствора остается не вполне известным); для освещения служила 200-ваттная электрическая лампа накаливания.

При прибавлении к питательному раствору 0,2% Na Cl наблюдалось заметное возрастание размеров гетероцист, что побудило автора поставить ряд опытов для выяснения действия различных солей и концентраций; оказалось, что хлориды, бромиды и иодиды вызывают увеличение, а соли железа, кобальта и никкеля — уменьшение размера гетероцист. Отсюда автор делает следующий вывод: „Aus dem eigenartigen Verhaltender Heterocysten den verschiedenen Salzen gegenüber geht klar hervor, daß sie einen Stoff enthalten müssen der den vegetativen Zellen fehlt" (стр. 11); такое заключение не является, однако, необходимым, т. к. мыслимы другие возможности, напр., особые физикохимические условия в гетероцисте, выражающиеся хотя бы в иной проницаемости поверхностного слоя протоплазмы или т. п. С другой стороны, автор отмечает, что соли тех же галоидов (за исключением иодидов), которые вызывают специфически (в отличие от сульфатов и нитратов) увеличение размеров гетероцист, согласно исследованиям Бидермана (Biedermann 1921) оказывают благоприятное влияние на один из энзиматических процессов. Отсюда автор делает вывод, что гетероцисты имеют функции накопления энзим.

Однако, из приведенных автором данных можно лишь с некоторой долей вероятности заключить, что открытое автором изменение размеров гетероцист в зависимости от различных солей есть процесс, связанный с энзиматической реакцией, хотя далеко не исключена возможность, что соли галоидов и металлы VIII группы оказывают стимулирующее действие не только на работу ферментов, но и на какие-либо другие физико-химические процессы, как и смесь Бидермана (раствор фосфатов и поваренной соли), также вызывающая увеличение размеров гетероцист на ряду с ускорением энзиматической реакции; во всяком случае и вывод о связи разбухания гетероцист с энзиматической реакцией все же нуждается в подтверждении и, если бы этот вывод оказался правильным, отсюда, в свою очередь следовало бы лишь заключение, что гетероцисты содержат энзимы, действие которых как-то связано с описанным автором процессом разбухания гетероцист. Возможно, что и другие клетки трихомов содержат те же гипотетические ферменты, быть может, не вызывающие разбухания лишь вследствие иного состава и строения клетки; если же гипотетический фермент оказался бы специфичным для гетероцист, то остается под вопросом, находит ли он (т. е. фермент) применение в других клетках, и быть может его присутствие все же связано с присутствием в гетероцисте запасных веществ. Во всяком случае, если автор предполагает (как это, повидимому, явствует из ее работы), что разбухание гетероцист непосредственно вызывается накоплением фермента, то это предположение, по мнению референта, мало вероятно, т. к. едва ли организму нужны столь большие количества вещества, действующего подобно катализатору. По мнению автора, т. н. „Verschlusskörper" гетероцист обычно не прилегают к порам, что иллюстрируется также рисунками и стоит в связи с энзиматической гипотезой автора; однако, референт не раз наблюдал обратное явление и полагает, что многие альгологи подтвердят, что, как правило, пробочки гетероцист прилегают к порам последних.

В главе о связи гетероцист с газовыми вакуолями автор указывает, что как только *Anabaena variabilis* образуют газовые вакуоли, размеры ее гетероцист оказываются уменьшенными, притом в нитях, находящихся в том же растворе, но не образовавших газовых вакуолей, гетероцисты не уменьшаются. Если это всегда так, то, действительно, весьма вероятно ,что в гетероцистах образуется вещество, расходуемое в процессе образования газовых вакуолей; но почему непременно это вещество—энзим? Законнее было бы предположить, что мы имеем здесь дело с веществом, лишь возникающим при участии ферментов, хотя и это предположение оставалось бы весьма вероятным, но не вполне доказанным.

Далее отметим открытое Л. Каннабеусом влияние отсутствия света и недостатка кислорода на размеры гетероцист: согласо опытам Л. Каннабеуса, затемнение уменьшает, а недостаток кислорода увеличивает размеры гетероцист.

Как известно, Г. Клебан (H. Klebahn) своими замечательными работами доказал газовую природу „псевдовакуолей" синезеленых организмов. Автор, исходя из предположения Р. Кольквица (R. Kolkvitz) о возникновении газовых вакуолей путем брожения, задался целью подтвердить гипотезу Кольквица и вместе с тем добиться искусственного получения газовых вакуолей путем культуры *Cyanophyceae* в анаэробных условиях. Комбинируя пропускание струи водорода с действием различных солевых растворов, Л. Каннабеус удалось, действительно, экспериментально получить газовые вакуоли у 50% исследованных ею видов, а именно у: *Anabaena variabilis, A. azollae, Tolypothrix tenuis, Trivularis, Calothrix epiphytica, Phormidium ambiguum, Ph. ambiguum* var. *major, Oscillatoria Okeni, O. tenuis.*

Исходным материалом для интрамолекулярного дыхания, в результате которого возникают газовые вакуоли, автор считает эктопласты, в пользу чего приводятся довольно убедительные данные [1].

Мы не будем здесь останавливаться на ряде других данных и выводов чрезвычайно ценной работы Л. Каннабеуса.

Р. Конгисер

---

[1] Приходится отметить, что в приведенной на ст. 25-26 (l. c.) синонимике эктопластов автором допущены погрешности: так, Rote Körner Бючли не эктопласты.

Chambers, R. and Höfler, K. Micrurgical Studies on the Tonoplast of *Allium Cepa*. Protoplasma. XII, 3. 1931 Pp. 338—355. With Plates 5—7.

Авторы посредством микрургии изолировали тонопласт плазмолизированных клеток луковичных чешуй *Allium Cepa* и произвели с этим органоидом ряд опытов, главным образом, для выяснения аггрегатного состояния его оболочки (тонопластом авторы называют, в отличие от Де-Фриза, клеточную вакуоль с одевающей ее оболочкой), произведя попутно ценные наблюдения над цитоплазмой. Тонопласт, изолированный в висячей капле 0,8 M KCl или 1,2 M глюкозы, немедленно принимает сферическую форму. Оболочка тонопласта способна сильно растягиваться; путем инъекции воды или раствора глюкозы тонопласт может быть раздут. Связность оболочки тонопласта настолько велика, что чистой стеклянной микроиглой не удается разделить тонопласт на две части, так как оболочка немедленно смыкается вслед за прохождением иглы и остается т. о. неповрежденной. После многократного прокалывания оболочки иглой, от нее (т.е. оболочки) удается оттянуть тонкий тяж, благодаря прилипанию к концу иглы; передвигая последнюю, можно заставить тяж скользить вдоль оболочки Капельки жидкого парафина и оливкового масла обнаруживают значительное сцепление с оболочкой тонопласта, также, как и капельки хлороформа; последние быстро разрушают оболочку. В результате всех своих опытов авторы приходят к выводу, что оболочка тонопласта клеток лука есть тонкая, жидкая пленка, состоящая из вещества, не смешивающегося с водой. Превосходные микрофотографии иллюстрируют текст.

Р. Конгисер

Редактор *В. Л. Комаров.* Техн. ред. *И. Нурмсон.*

Медгиз 228/л. Ленгорлит № 42081. Сдано в набор 22/III. Подписано к печати 20/VII 1932 г. 7⅝ л. Бумага печ. 68 × 100. Кол. печ. зн. в 1 бум. листе 130.272. Тираж 1315 экз. Зак. № 470.